

**ETHOMETRISCHE
UNTERSUCHUNGEN ZUR STEUERUNG
DES ALARMVERHALTENS
BEIM TOTENKOPFAFFEN
(SAIMIRI SCIUREUS)**

Michael Herzog



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554616_0028

ETHOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR STEUERUNG DES
ALARMVERHALTENS BEIM TOTENKOPFAFFEN (SAIMIRI SCIUREUS)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Fakultät für Biologie
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Michael Herzog

München 1985

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Neuweiler

2. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Smola

Sondergutachter: Prof. Dr. D. Ploog

Tag der mündlichen Prüfung: 10.07.1986

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methode	19
2.1 Aufzucht und Haltung der Untersuchungstiere	19
2.1.1 Zusammensetzung und Haltung der gemischt- altrigen Gruppen	19
2.1.2 Aufzucht und Verhaltensentwicklung der sozial isolierten Versuchstiere	20
2.2 Technische Hilfsmittel bei der Daten- aufzeichnung und -auswertung	25
3. Erläuterungen zu häufig verwendeten Abkürzungen und Begriffen	27
4. Untersuchungsabschnitte und Ergebnisse	30
4.1 Beobachtungen zum spontanen Verlauf des Warn- und Fluchtverhaltens	30
4.2 Experimente zur Erkennung visueller Reizmuster in der Filmprojektion bei sozial erfahrenen Untersuchungsgruppen	36
4.3 Filmprojektion von Nahrungs- und Feindreizen bei isoliert aufgezogenen Versuchstieren	49
4.4 Ethometrische Untersuchung ausgewählter Reiz- konfigurationen von optischen Feindschemata	53
4.4.1 Raubkatzenschema	53
4.4.2 Flugfeindschema	61
4.5 Lautmaterial aus dem Untersuchungstierbestand	69

4.6	Playback Experimente mit artspezifischen Warnlauten an isoliert aufgezogenen Versuchstieren	79
4.6.1	Einspielung von Alarmpiep und Bellen	79
4.6.2	Verhaltensabhängige Präsentation von Bellen	82
4.7	Playback Experimente mit Warnlauten und künstlichen Lautkonfigurationen bei sozial erfahrenen Versuchstieren	90
4.7.1	Pilotstudie	90
4.7.2	Playback Experimente mit Alarmpiep und künstlichen Sinuslauten	91
5.	Diskussion	99
6.	Zusammenfassung	122
	Literaturverzeichnis	124
	Seitenangaben zu Abbildungen und Tabellen	141

1. EINLEITUNG

Totenkopffaffen leben in hochorganisierten Sozialverbänden, die in der Regel 20 bis 80, nicht selten mehrere Hundert Mitglieder umfassen (Sanderson, 1949; Baldwin & Baldwin, 1971; Klein & Klein, 1976; Freese et al., 1982). Neben einer Differenzierung nach Alters- und Geschlechtsklassen bestimmen u.a. Verwandtschaftsgrad, individuelle Affinitäten und jährliche Fortpflanzungszyklen die Gruppenstruktur (Baldwin, 1968, Baldwin & Baldwin, 1971, 1972; Thorington, 1968; Hopf, 1972, 1978; Izawa, 1976). Die Komplexität des sozialen Beziehungsgefüges spiegelt sich in einem umfangreichen arttypischen Verhaltensinventar wider (Ploog et al., 1963, Ploog, 1967, 1974; Latta et al., 1967; Baldwin, 1969, 1971; Hopf, 1972). Insgesamt sind mehr als 100 motorische Verhaltensmuster beschrieben worden, von denen ein großer Teil im Verlauf taktiler Interaktionen beobachtet werden kann (Hopf et al., 1974). Während Totenkopffaffen vergleichsweise wenige visuelle Signale, wie z.B. das genitale Imponieren (Ploog, 1963, 1967, Ploog & MacLean, 1963) zur Verständigung einsetzen, verfügen sie über ein reichhaltiges Lautrepertoire (Winter et al., 1966; Ploog et al., 1967, Ploog, 1974; Schott, 1975; Jürgens, 1979).

Obwohl das vokale Kommunikationssystem des Totenkopffaffen seit etwa 20 Jahren intensiv erforscht wird, gibt es noch große Lücken im Verständnis der Funktion von Lauten bei der Steuerung interaktiver Vorgänge (Newman, 1985). Die Schwierigkeit einer Funktionsanalyse hängt u.a. mit der ausgeprägten

Variabilität einiger Lauttypen zusammen (Winter, 1966, 1969b). Faßt man bei der sonographischen Analyse Laute mit ähnlichen physikalischen Merkmalen zusammen, erhält man 5 Gruppen von Lautmustern, die auch funktionelle Gemeinsamkeiten aufweisen; zwischen vielen Lauttypen innerhalb der Gruppen finden sich fließende Übergänge der Frequenzstrukturen (Jürgens & Ploog, 1976, Jürgens, 1979). Im spontanen Vokalisationsgeschehen kommt es zu vielfältigen Vermischungen und Kombinationen unterschiedlicher Lauttypen, auch solcher aus verschiedenen Lautgruppen (Winter, 1969b; Ploog, 1974).

Eine Reihe weiterer Faktoren sind bei Untersuchungen der Lautkommunikation bei Primaten zu berücksichtigen: typischerweise werden auditive, taktile, visuelle und gelegentlich olfaktorische (z.B. Epple & Lorenz, 1967; Michael et al., 1971) Signale in kombinierter Weise eingesetzt (Andrew, 1963; Marler, 1965). Solche zusammengesetzten Signalsysteme dienen besonders der Verständigung der Gruppenmitglieder über geringe Distanz oder im Kontakt. Marler (1965) führt dazu aus: "There can be little doubt that the structure of individual signals is very much affected by this incorporation in a whole matrix of other signals." Hieraus resultieren methodische Probleme der zeitgetreuen und qualitativ wie quantitativ exakten Beschreibung des Interaktionsablaufs (Altmann, 1965; Peters & Ploog, 1973), besonders dann, wenn mehr als 2 Tiere an ihm beteiligt sind.

Paviane und Makaken können simultan aggressive und submissive Verhaltensmuster an verschiedene Gruppengenossen richten

(Kummer, 1957; Altmann, 1962; DeVore, 1962), z.B. spielt das zweifach gerichtete "Drohen plus Präsentieren" bei Hamadryas-Pavianen eine wichtige Rolle bei Koalitionsbildungen (Kummer, 1965). Mitunter sind die stark individualisierten sozialen Beziehungen nur aus der Historie einer Affengruppe zu verstehen. Ein bestimmtes Verhaltensmuster kann daher - je nachdem, von welchem Individuum es geäußert wird bzw. an welchen Partner es gerichtet ist - ganz unterschiedliche Reaktionen hervorrufen (Marler, 1965; Hinde, 1971; Ploog, 1980). Aufgrund von Koalitionsbildungen und Dominanzhierarchien wird die Verhaltensantwort nicht selten abgewandelt, abgeschwächt oder unterdrückt (Vogel, 1975). Doch neben der sozialen Konstellation und anderen äußeren Faktoren, wie z.B. der Nahrungssituation oder der Anwesenheit eines Feindes, ist der Effekt eines Signals stark durch den "Stimmungszustand (Motivation), in dem sich der Nachrichtenempfänger befindet", determiniert (Ploog, 1974). So haben neurophysiologische Untersuchungen zur Repräsentation der Vokalisationen im Gehirn des Totenkopffaffen demonstriert, wie eng die Verbindungen der vokalisationssteuernden Hirnareale mit dem limbischen System sind (Jürgens et al., 1967, Jürgens & Ploog, 1970; Ploog & Gottwald, 1974). Dem Verhaltensbeobachter aber liefert erst die charakteristische und regelhafte Reaktion des Signalempfängers den unmittelbaren Beweis, daß die "Nachricht" wahrgenommen und verstanden worden ist (Winter, 1968a).

Komplex strukturierte Interaktionsbeziehungen lassen sich unter Umständen mit Hilfe statistischer Methoden analysieren

(z.B. Altmann, 1967; Maurus & Pruscha, 1972). Mit Sequenzanalysen stellte Altmann (1965) Änderungen der Übergangswahrscheinlichkeit in Verhaltenssequenzen vor und nach Kommunikationsprozessen fest und beschrieb motorische Verhaltensfolgen bei Rhesusaffen als Ketten höherer Ordnung.

Das Vokalisationsrepertoire des Totenkopffaffen enthält drei streng funktionsgebundene Lauttypen, die eine klar vorhersagbare Verhaltensreaktion der Artgenossen in Gang setzen:

1. Isolationspiep (isolation peep), ein langgezogener, hochfrequenter tonaler Laut, dessen Grundfrequenz im Bereich von 9 bis 12 kHz liegt; der Schalldruck erreicht mehr als 120 dB. Isolationspieps werden von Individuen geäußert, die visuell oder räumlich vom Rest der Gruppe getrennt sind; die anderen Gruppenmitglieder antworten prompt mit dem gleichen Laut (Winter et al., 1966).
2. Alarmpiep (alarm peep), ein sehr kurzer, tonaler Laut, dessen Frequenzmaximum zwischen 11 kHz und 16 kHz variiert. Die Alarmpiep-Vokalisation wird durch Vögel oder andere Objekte ausgelöst, die sich rasch durch das Gesichtsfeld der Tiere bewegen. Die Reaktion besteht aus einer raschen Flucht und anschließender Blockierung der motorischen und vokalen Aktivität (Winter et al., 1966).
3. Bellen (yapping), ein Warnlaut mit einem heterogenen und variablen Frequenzaufbau, der beim Anblick eines terrestrischen Freßfeindes geäußert wird. Das Bellen alarmiert alle Gruppenmitglieder, die nach der Flucht auf einen erhöhten Punkt den Feind visuell fixieren und gemeinsam Bell-Laute gegen ihn richten (Winter et al., 1966).

Von den drei genannten Lauttypen ist bisher nur der Isolationspiep eingehend strukturanalytisch untersucht worden (Winter, 1969a; Symmes et al., 1979; Lieblich et al., 1980). Symmes & Biben (1985) wiesen in playback-Experimenten nach, daß die Affenmütter ihre Kinder bei räumlich-visueller Trennung individuell an den Isolationslauten erkennen. Dagegen liegen zur Steuerung des Alarmverhaltens durch die beiden Warnlautformen nur sehr unvollständige und, wie gezeigt werden wird, widersprüchliche Erkenntnisse vor, obwohl gerade dieser Funktionsbereich der vokalen Kommunikation für die experimentelle Analyse besonders geeignet erscheint.

Von grundsätzlicher methodischer Bedeutung ist dabei, daß Warnlaute durch äußere Reize in Gestalt der natürlichen Feinde ausgelöst werden. Das überlebenswichtige Verhaltenssystem, das sich aus visuellem Reiz, vokaler Alarmierung und motorischer Alarmreaktion zusammensetzt, funktioniert weitgehend unabhängig vom sozialen Kontext und vom Stimmungszustand, in dem sich ein Tier befindet. Hiermit sind die Voraussetzungen gegeben für die eingehende Untersuchung visueller Schlüsselreize und funktionstragender Lautstrukturen, die bei der Steuerung des Alarmverhaltens wirksam sind.

Unter dem artvergleichenden Aspekt ist hierbei auch die Beschreibung interaktiver Vorgänge im Verlauf des Warnens und gegebenenfalls der Gruppenverteidigung von Interesse. Gerade Beobachtungen des Verhaltens in Feindsituationen sind für die Analyse von Gruppenstrukturen hinsichtlich sozialer Rollendifferenzierungen bedeutsam (Gouzoules et al., 1975).

Chance und Jolly (1970) führen die stammesgeschichtliche Entwicklung unterschiedlicher gesellschaftlicher Organisationsformen bei Primaten auf den arterhaltenden Wert verschiedener Mechanismen der Gruppenverteidigung im jeweiligen Habitat zurück. Hiernach bieten sich Erklärungsmöglichkeiten dafür an, daß sich vorwiegend terrestrische Altweltaffen, wie z.B. Paviane oder viele Makaken, in größeren "multi male groups" zusammenschließen (Chance, 1963; Bernstein 1964, 1966a, Bernstein & Sharpe, 1966; Gartlan, 1968; Kummer, 1971; Jolly, 1972), während strikt arboreale Spezies typischerweise in "one male groups" leben (z.B. Tanaka, 1965; Bernstein, 1966b; Poirier, 1969; Chivers, 1976; Herzog & Hohmann, 1984). Unter Freilandbedingungen sind jedoch systematische Beobachtungen zum Feindverhalten in der Regel schwer durchführbar (Galdikas & Yeager, 1984), so daß genauere Angaben auf einige afrikanische Arten beschränkt sind (Altmann & Altmann, 1970; Cheney & Seyfarth, 1981; Seyfarth & Cheney, 1982).

Weiterhin ist fast nichts über die Ontogenese der Lautwahrnehmung bei nicht-humanen Primaten bekannt (Ehret, 1980). Für Totenkopffaffen ist nachgewiesen worden, daß die Fähigkeit zur Vokalisation des gesamten artgenössischen Lautrepertoires und damit die physikalische Struktur der einzelnen Lauttypen angeboren ist (Riggs et al., 1972; Winter et al., 1973). Dagegen gibt es nur wenige Hinweise zur Frage, in welchem Entwicklungsstadium und aufgrund welcher angeborenen Fähigkeiten oder individuellen Erfahrungen ein Jungtier in der Lage ist, kommunikative Lautsignale wahrzunehmen und

in artgemäßer Weise zu beantworten. Seyfarth & Cheney (1980) stellten in Freilandstudien fest, daß juvenile Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) öfters nicht-situations-gerechte Alarmlaute äußerten oder inadäquate Verhaltensreaktionen auf bestimmte Alarmlaute zeigten. Wie die Autoren aufgrund zahlreicher Beobachtungen und Experimente schlußfolgerten, entwickelt sich das artgemäße Alarmverhalten bei Meerkatzen zumindest teilweise in Abhängigkeit von jahrelanger sozialer Erfahrung. Auch Masataka (1983b) kam in einer Verhaltensstudie mit Lauteinspielungen zum Ergebnis, daß Japanmakaken (*Macaca fuscata*) die adäquate Reaktion auf Alarmlaute erst im Verlauf der Jugendentwicklung durch Beobachten des Verhaltens erwachsener Tiere lernen.

Herzog & Hopf (1983) boten isoliert aufgezogenen Totenkopffaffen eine Artgenossenattrappe in Verbindung mit Einspielungen artspezifischer Laute mit unterschiedlich aversiver Konnotation. In Abhängigkeit von den Lautbedingungen zeigten die sozial erfahrungslosen Versuchstiere Verhaltensdifferenzierungen, die auf eine genetische Verankerung des Lautverständnisses schließen lassen. Sackett (1966) führte isoliert aufgezogenen Rhesusaffen mit einer Selbstwahlapparatur Bilder von Artgenossen in unterschiedlichen Verhaltenssituationen vor. Im Verlauf des 3. und 4. Lebensmonats nahm die Wahlrate der Abbildung eines Artgenossen mit ausgeprägter Drohmimik drastisch ab.

Generell ist jedoch festzuhalten, daß im Bereich des Alarmverhaltens die Ontogenie der Perzeption und verhaltensmäßigen Verarbeitung sowohl visueller als auch auditiver Stimuli an

Primaten kaum untersucht wurde. Zur Funktion der beteiligten Auslösemechanismen liegen bisher nur wenige Kenntnisse vor.

Im Freiland stellte es sich als außerordentlich schwierig heraus, das Verhalten des Totenkopffaffen gegenüber potentiellen Freßfeinden zu studieren (Baldwin & Baldwin, 1972). Der Lebensraum der kleinen und motorisch sehr aktiven Baumaaffen in den Wäldern Mittel- und Südamerikas ist durch dichte Vegetation gekennzeichnet (Thorington, 1967; Izawa, 1975; Fleagle et al., 1981). Angaben zu Lautäußerungen beschränken sich, außer einigen sonographischen Darstellungen von Winter (1972), ausschließlich auf onomatopoetische Beschreibungen (DuMond, 1968; Thorington, 1968; Baldwin & Baldwin, 1972). Nach dem menschlichen Gehöreindruck lassen sich jedoch Alarmpieps nicht zuverlässig von anderen hochfrequenten Pieplauten der Spezies unterscheiden (Baldwin, 1969).

Die detailliertesten Beobachtungen zum Alarmverhalten freilebender Totenkopffaffen haben Baldwin & Baldwin (1972) zusammengetragen: Greifvögel und andere größere Vögel wie Geier, Tukane und Papageien, die in der Nähe vorüberflogen, lösten nach dem Gehöreindruck Alarmpieps und "chitter"- oder "chutter"-Vokalisationen aus. Die mit "chitter" oder "chutter" bezeichneten Vokalisationen ordneten die Autoren dem Lauttyp Keckern, nach Winter et al. (1966), zu. Gleichzeitig sprangen alle Gruppenangehörigen, die sich in der näheren Umgebung aufhielten, rasch in dichteres Astwerk und verharrten dort bewegungslos und still für kurze Zeit. Winter (1972)

beobachtete eine Alarmpiepreaktion auf einen niedrig segelnden Pelikan, einen Vogel also, der keinerlei Ähnlichkeit mit einem Beutegreifer aufweist. Thorington (1968) stellte nur einen Flugfeind-Alarmlaut "chitter" fest, der seiner Vermutung nach dem Zwitschern (twitter) nach der Terminologie von Winter et al. (1966) entsprach. Für Zwitschern wurde jedoch stets ein völlig anderer Verhaltenskontext angegeben (Winter et al., 1966; Schott, 1975). Auch große Vögel waren in keinem Fall Anlaß für Warnvokalisationen oder Flucht, solange sie ruhig auf einem Ast saßen (Baldwin & Baldwin, 1972). Thorington (1968), Klein & Klein (1976) und Moynihan (1976) berichteten, daß öfters kleinere Greifvögel einem Affentrupp folgten und die Insekten jagten, die von den Affen aufgestöbert wurden; auch in dieser Situation trat kein Alarmverhalten auf.

Bei Annäherung terrestrischer Feinde wie z.B. Schlangen, Marder, gelegentlich auch Hunden oder Menschen äußerte das Gruppenmitglied, das den potentiellen Feind zuerst entdeckt hatte, einen anderen Vokalisationstyp, den Baldwin & Baldwin (1972) "chaun", Thorington (1968) "chunk" benannten und mit Bellen (yapping) nach Winter et al. (1966) gleichsetzten. Durch die Vokalisation wurden weitere Affen angelockt, die den Feind daraufhin in einer kollektiven Haßreaktion (mobbing) ebenfalls anbellten. Befanden sich die Affen bei Beginn des Bellalarms in Bodennähe, flüchteten sie zunächst rasch in die umstehenden Bäume (DuMond, 1968).

Unter Laborbedingungen erstellte Tonaufnahmen der Warnlaute

wurden wiederholt sonographisch analysiert (Winter et al., 1966, Winter, 1968b, 1969a; Jürgens, 1982). Winter (1968b) führte durch Einspielungen des Alarmpieps vom Tonband die vollständige Alarmreaktion herbei, die aus rascher Flucht auf einen erhöhten Punkt und kurzzeitiger motorischer und vokaler Inaktivität bestand. Die Alarmpiep-Vokalisation wurde durch Vögel, die über den Käfig flogen, aber auch durch andere rasch bewegte Objekte ausgelöst, unabhängig davon, ob diese Objekte oberhalb oder unterhalb des Käfigs geboten wurden. Bellen äußerten die Affen beim Anblick von schlangenähnlichen Objekten oder von felltragenden Tieren, die sich langsam in das Blickfeld bewegten. Die Vokalisation führte stets zu einer raschen, nach oben gerichteten Flucht und anschließendem mobbing.

Jürgens (1982) bezeichnete den Alarmpiep als typischen Alarmlaut, der sofortige Flucht bewirkt und durch das plötzliche Erscheinen eines großen Vogels oder einer Schlange ausgelöst wird. Bellen beobachtete Jürgens nur, wenn sich das Versuchstier in sicherer Entfernung zum Feindobjekt befand; es war nicht von Fluchtverhalten begleitet. Demnach wäre ein kritisches Kennzeichen der auslösenden Reizsituation, das über das Auftreten von Alarmpiep oder Bellen entscheidet, die Distanz des Affen zum Feindobjekt. Ferner beschrieb Jürgens kontinuierliche Übergänge der Frequenzstruktur zwischen bestimmten Alarmpiep- und Bellvarianten und stellte eine statistische Häufung des zeitlichen Auftretens beider Vokalisationsformen fest, die ebenfalls für ihre Zugehörigkeit zu einem gemeinsamen Funktionskreis spricht.

Mit Hilfe von schematisierten Flugfeind-Attrappen wurden an verschiedenen Vogelarten grundlegende Erkenntnisse über die Beschaffenheit angeborener Auslösemechanismen gewonnen (Lorenz, 1939; Krätzig, 1940; Tinbergen, 1953). Schleidt (1961) zeigte mit systematischen Attrappenversuchen, daß die Auslösung der angeborenen Flugfeindreaktion bei Truthühnern nicht von der Form einer Vogelsilhouette, sondern von ihrer Relativgeschwindigkeit und Relativgröße abhängt. Curio und Mitarbeiter untersuchten mit Greifvogel-Stopfpräparaten das Alarmverhalten von Trauerschnäppern (Curio et al., 1973), Darwinfinken (Curio, 1969) und anderen Singvögeln (z.B. Curio & Regelmann, 1985). Bei der Analyse der Alarmhandlungen wurden quantitative Zusammenhänge zwischen der spontanen Antwortbereitschaft und der Reaktionsstärke deutlich; z.B. lag die Alarmrufrate des Trauerschnäppers nach dem Ausschlüpfen der Jungen signifikant höher als zuvor während der Brutphase.

Eine entsprechende Arbeitsweise wird bei Primaten durch die komplexe Verhaltensorganisation und die psychische Regsamkeit erschwert (Baerends et al., 1965); Feindattrappen kamen öfters zur Anwendung, um den Verlauf des Alarmverhaltens zu dokumentieren (Kortlandt, 1967; Vogel, 1976; Cheney & Seyfarth, 1981) oder um Warnlaute für die akustische Analyse auszulösen (Winter et al., 1966; Schott, 1975; Jürgens, 1979; Newman, 1985). Mit Schlangen bzw. Schlangenmodellen fanden Murray & King (1973) und Huebner et al. (1979) bei Totenkopffaffen, Mineka et al. (1980) bei Rhesusaffen Hinweise auf die Abhängigkeit der Erkennung visueller Merkmale dieses Freßfeindes

von der individuellen Erfahrung.

Akustische "Attrappen" wurden in Form natürlicher oder synthetischer Lautreize zur Bearbeitung vielfältiger Fragestellungen zur Lautkommunikation bei Fröschen (Capranica, 1966), Vögeln (Tschanz, 1968) und Säugern (Sewell, 1968; Allin & Banks, 1972) verwendet. Ehret & Haack (1981, 1982) ermittelten in playback Versuchen bei der Hausmaus Schlüsselreizkonfigurationen der Frequenzparameter eines im Ultraschallbereich liegenden Säuglings-Isolationslautes. Leger & Owings (1978), Owings & Virginia (1978) und Owings & Leger (1980) wiesen für das Kalifornische Backenhörnchen (*Spermophilus*) zwei unterschiedliche Warnlaute nach, die artspezifische Alarmreaktionen vor Flugfeinden oder terrestrischen Feinden in Gang setzen.

Auch bei Primaten haben sich playback-Experimente mit artspezifischen Lauten methodisch bewährt, etwa in der Frage der Erkennung individueller Lautmerkmale (Snowdon & Cleveland, 1980; Cheney & Seyfarth, 1982; Gouzoules & Gouzoules, 1983; Gouzoules et al., 1984; Snowdon & Hodun, 1985; Symmes & Biben, 1985). Mit weiterentwickelten Verfahren der Lauteinspielung konnten auch spezielle Fragen der Lautperzeption bearbeitet und mit den Ergebnissen der Freilandforschung, z.B. hinsichtlich der bioakustischen Bedingungen der Lautübertragung im Habitat, in Beziehung gesetzt werden. Unter weitgehender Einhaltung art- und situationsgerechter Versuchsbedingungen wurde die Funktion von Kontakt- und Territoriallauten an verschiedenen arborealen Neuwelt- und Altweltaffen

analysiert (Waser, 1975; Snowdon & Pola, 1978a,b; Robinson, 1979, 1981a,b; Sekulic, 1983; Snowdon et al., 1983; Brown & Waser, 1984). Im Mittelpunkt stand hierbei häufig die Lokalisierbarkeit von fremden Gruppen oder Mitgliedern der eigenen Gruppe anhand bestimmter akustischer Eigenschaften solcher weittragenden Lautsignale (Waser, 1977; Brown et al., 1978, 1979; Snowdon & Hodun, 1979, 1981).

Seyfarth & Cheney (1980, 1982) und Cheney & Seyfarth (1981) konnten mit Warnlauteinspielungen an freilebenden Meerkatzen 4 Warnlauttypen funktionell definieren und unterschiedlichen Raubfeindkategorien zuordnen. Masataka (1983a) wies beim Springtamarin durch playback-Versuche mit künstlich modifizierten Warnlautvarianten eine kategoriale Lautwahrnehmung innerhalb des graduierten Warnlautsystems nach.

Die vorliegende Untersuchung hat zum Ziel, die Beschaffenheit von ausgewählten, aus dem natürlichen Reizkontext vorgegebenen visuellen und auditiven Auslösemechanismen, die an der Steuerung des Alarmverhaltens beim Totenkopfpaffen beteiligt sind, experimentell zu analysieren. Folgende Fragestellungen liegen dem Arbeitsplan zugrunde:

1. Sind angeborene Auslösemechanismen (AAM's) im Sinne von Tinbergen (1953) nachweisbar,
2. sind Jungtiere ohne soziale Erfahrung in der Lage, in Feindsituationen artgemäße Alarmhandlungen auszuführen,
3. gibt es Hinweise auf eine funktionale Verknüpfung der Alarmreaktionen auf Flugfeinde und terrestrische Feinde,

4. können durch eine ethometrische Analyse ausgewählter Strukturkomponenten von visuellen Feindreizen bzw. von Warnlauten Schlüsselreizkonfigurationen ermittelt werden, und
5. sind beim Alarmverhalten soziale Rollendifferenzierungen erkennbar?

Die Versuche sollen unter möglichst exakter Kontrolle der äußeren Reizsituation, aber auch unter Berücksichtigung der primatenspezifischen methodischen Anforderungen erfolgen. Demgemäß wird die ethometrische Analyse der Reizmuster nicht an Einzeltieren, sondern an wildgefangenen Versuchstieren (Vt) vorgenommen, die in gemischtaltrigen, stabil vergesellschafteten Gruppen leben. Vor einem Experiment ist durch Beobachtung der spontanen Verhaltensabläufe sicherzustellen, daß sich die Vt in einer neutralen sozialen Situation befinden und keinen unkontrollierten äußeren Bedingungen wie Futtermangel, Streß durch Beunruhigung usw. ausgesetzt sind (Ehret & Haack, 1981, 1982; Gouzoules et al., 1984). Die reizspezifische Antwortbereitschaft der Vt wird während einer Versuchsserie regelmäßig mit naturgetreuen Referenz-Stimuli kontrolliert (Curio, 1969, Curio et al., 1973).

Die technischen Bedingungen der Reizpräsentation sind genau festzulegen und zu kontrollieren; z.B. kann es bei Lauteinspielungen aufgrund mangelnder Kontrolle des Schallpegels zu Fehlreaktionen und zu Funktionswechseln im Verhalten der Vt kommen (Snowdon et al., 1983). Als Reaktionskriterien sollten klar erkennbare, nach ihrer Bewegungs-

koordination oder Lautstruktur definierte arttypische Verhaltensmuster dienen, die quantitativ auswertbar sind. Eine Kontextzuordnung zwischen Lautsignal und Verhalten nach subjektiver Beurteilung von emotionalen Zustandsänderungen oder Erregungswechseln, wie sie z.B. Green (1975) für eine vokale Kommunikationsmatrix bei Japanmakaken (*Macaca fuscata*) vornimmt, ist nicht ausreichend. Ein Verfahrensfehler war bei vielen Untersuchern die unnatürlich rasche Abfolge von Reizpräsentationen, die auch bei angeborenen Alarmreaktionen zu einer baldigen Gewöhnung an die Reizsituation führen kann (Schleidt, 1961).

Bei der Auswahl der visuellen Reizparameter und der Darbietungstechnik kann vorausgesetzt werden, daß Totenkopffaffen über ein Farbensehen verfügen (De Valois & Jacobs, 1968; Jacobs, 1977, 1983; Bowmaker et al., 1981) und zweidimensionale Abbildungen als Repräsentation realer Objekte erkennen können. Marriott (1976, 1977) stellte mit Diaprojektionen von naturgetreu abgebildeten Insekten und Schlangen arttypische Verhaltensreaktionen fest, wie sie beim Anblick der realen Objekte auftreten. Selbst stark schematisierte Darstellungen von Insekten oder Schlangen lösten Fangbewegungen bzw. Alarmverhalten und Flucht aus - unabhängig davon, ob sie farbig, schwarzweiß oder als Schattenriß präsentiert wurden. Allerdings waren die Verhaltensreaktionen schon nach wenigen Präsentationen des gleichen Reizes wesentlich schwächer ausgeprägt; die Blickrate blieb weiterhin stark erhöht, im Vergleich zu indifferenten Kontrollbildern.

Butler (1961) zeigte, daß bei Rhesusaffen die Dauer der Blickzuwendung zum Reiz bei einer bewegten Darbietung in Filmvorführungen wesentlich höher lag als bei einer statischen Darbietung. Auch bei wiederholter Vorführung art-relevanter Reize blieben die Verhaltensreaktionen erhalten. Plimpton et al. (1981) beeinflussten das spontane interaktive Verhalten von juvenilen Hutaffen (*Macaca radiata*) durch Vorführung von Farbvideoaufnahmen, in denen Artgenossen in unterschiedlichen Verhaltenssituationen dargestellt waren. Klüver (1933) untersuchte die visuelle Reizverarbeitung mehrerer Altwelt- und Neuweltaffenarten mit Filmprojektionen und kam zu dem Ergebnis, daß Totenkopffaffen auf bestimmte Reize deutliche Reaktionen zeigten, die aber im Gegensatz zu den Verhaltensäußerungen der getesteten Kapuzineraffen nicht sehr differenziert waren. Eine Generalisierung dieser Ergebnisse von Klüver ist aufgrund der geringen Zahl von Untersuchungstieren, die zudem nach Alter, Haltungsdauer in Gefangenschaft und Herkunft nicht näher unterschieden wurden, nicht ohne weiteres möglich. So fällt z.B. auf, daß ein ebenfalls getesteter Javaneraffe (*Macaca fascicularis*) in keiner Weise auf die Filmvorführungen reagierte, während in anderen Untersuchungen Makaken und Kapuzineraffen hinsichtlich ihres visuellen Abstraktionsvermögens und anderer kognitiver Leistungen etwa gleich eingestuft wurden (z.B. Butler, 1961; Lehr, 1967; Rensch, 1973).

Für die vorliegende Untersuchung sind Filmprojektionen gegenüber Videovorführungen für die Reizdarbietung vorteil-

hafter, da die Größe der Projektionsfläche variabler ist und auch große Beutegreifer in annähernd naturgetreuem Maßstab abgebildet werden können. Zunächst ist der Nachweis der Reizerkennung in der Farbfilmvorführung mit einem möglichst vielfältigen und variablen Angebot an kontrollierten Reizmustern zu erbringen. Bei der Filmprojektion von Nahrungs- und Feindreizen müßten die gleichen koordinierten Verhaltensreaktionen auftreten wie in der dem Film jeweils zugrunde liegenden realen Situation. Trifft dies zu, können ausgewählte Reizkomponenten wie Farbe, Form, Größe und Bewegungsweise weitergehend analysiert werden.

Auch für den Nachweis funktionstragender Strukturen der Warnlaute ist es erforderlich, einzelne Lautelemente in einer Reihe von Varianten künstlich zu modifizieren, um diese in playback-Experimenten zu prüfen (Marler, 1965; Masataka, 1983a).

Ob ein Auslösemechanismus angeboren ist bzw. welche Anteile an einer artgemäßen Verhaltensweise, z.B. einer Alarmhandlung nicht von individuellen Erfahrungen abhängig sind, läßt sich nur durch die isolierte Aufzucht sicher feststellen (Lorenz, 1961). Eine Aufzucht unter totalem Entzug der sozialen Erfahrungsmöglichkeiten erzeugt jedoch bei Primaten schwere und irreversible Verhaltensanomalien, die nicht nur die spätere Sozialisation erschweren oder unmöglich machen, sondern überdies die allgemeinen sensomotorischen Fähigkeiten stark einschränken (Harlow & Harlow, 1962, Harlow & Suomi, 1974; Suomi et al., 1973, 1974).

Bei isoliert aufgezogenen Totenkopffaffen können schwerwiegende pathologische Stereotypien des motorischen Verhaltens durch ein geeignetes Klammerobjekt, ein sog. Muttersurrogat, vermieden werden (Kaplan, 1973, Kaplan & Russell, 1973; Roy et al., 1977, 1978). Weitere Verbesserungen der sensomotorischen Entwicklung und speziell der visuellen Responsivität werden über eine zusätzliche vestibuläre Stimulation durch Beweglichkeit des Muttersurrogats erzielt (Eastman & Mason, 1975; Mason & Berkson, 1975; Wood et al., 1979).

Daher wird für die Untersuchung der Verarbeitung visueller und auditiver Reize an sozial erfahrungslosen Vt ein künstliches Aufzuchtungsverfahren vorgesehen, bei dem neben einer exakten Kontrolle der Reizumgebung vielfältige optische und akustische Reize sowie Bewegungsreize angeboten werden. Insbesondere ist zu untersuchen, "ob die Versuchsanordnung, die zwecks Ausschließung bestimmter Erfahrungsmöglichkeiten getroffen werden mußte, nicht auch bestimmte Reize fernhält, die auf Grund phylogenetischer Anpassung zur Auslösung der geprüften Verhaltensweisen nötig sind" (Lorenz, 1961). Nach der isolierten Versuchsphase erlaubt der Verlauf der Vergesellschaftung der Vt mit sozial erfahrenen Tieren Rückschlüsse über etwaige aufzuchsbedingte Störungen und Ausfälle der Interaktionsfähigkeit (Hopf & Herzog, 1984, Hopf et al., 1984).

2. MATERIAL UND METHODE

2.1 Aufzucht und Haltung der Untersuchungstiere

2.1.1 Zusammensetzung und Haltung der gemischtaltrigen Gruppen

Für die Untersuchungen im Labor standen 4 gemischtaltrige, stabil sozialisierte Gruppen zur Verfügung. Die adulten Individuen, ein Männchen und mehrere Weibchen in jeder Gruppe, waren Wildfänge; Subadulte und Juvenile stellten die im Labor nachgezüchtete 1. Filialgeneration dar. Phänotypisch entsprachen 3 Gruppen der als "Goten", 1 Gruppe der als "Romanen" bezeichneten Unterart (MacLean, 1964; Cooper, 1968).

Die Gruppen waren in 4 x 2 x 3 m ("Westkäfig") bzw. 2 x 2 x 3 m ("Ostkäfig") großen Beobachtungskäfigen beiderseits des Labors untergebracht. Durch eine Glasscheibe an der Frontseite waren beide Käfige in allen Bereichen einsehbar. Plattformen, Leitern, Gerüste, Deckengitter und elastische Kunststoffschläuche und -Ketten dienten den Tieren als Kletterstrukturen. Eine Fußbodenheizung sorgte für eine Lufttemperatur von ca. 22° bis 26° Celsius. Durch ein 2 x 1,5 m messendes Deckenfenster und die Frontscheibe herrschten im Sommer weitgehend natürliche Tageslichtbedingungen. Im Winter wurde durch eine Zusatzbeleuchtung ein Hell-Dunkel-Rhythmus von 14:10 Stunden aufrechterhalten. Bei Kunstlicht reflektierten die Wände in mittlerer Käfighöhe eine Helligkeit von 65 Lux, während der täglichen Dämmerlichtschaltung in den letzten 2 Stunden 4 bis 6 Lux.

Käfigreinigung und Futtergabe erfolgten morgens, in der Regel zwischen 7.00 Uhr und 8.00 Uhr.

Vergleichende Beobachtungen wurden in einer größeren "Goten"-Gruppe im Zoo Rheine gesammelt. Hier waren die Tiere tagsüber in einem 10 x 4 x 4 m großen Außenkäfig untergebracht, der an 3 Seiten und an der Decke mit einem Maschendrahtgitter bespannt war. Tabelle 1 gibt eine Übersicht zur Zusammensetzung und Größe der Untersuchungsgruppen; bei den Infantes handelt es sich jeweils um Nachzuchten während des Untersuchungszeitraums.

Tab. 1: Zusammensetzung der Untersuchungsgruppen

Gruppen Bez.	Sub- Spezies	adult		subadult		infant		Anzahl	Käfig-Bez.
		♂	♀	♂	♀	♂	♀		
R	Goten	1	8	2	5	2	3	21	Zoo Rheine
P1	Goten	1	2	0	3	0	1	7	West bis 1983
P2	Romanen	1	3	1	0	0	1	6	Ost bis 1983
1	Goten	1	5	1	3	1	1	12	West
2	Goten	1	4	0	0	1	1	7	Ost

Bez. = Bezeichnung

2.1.2 Aufzucht und Verhaltensentwicklung der sozial isolierten Versuchstiere

In einer Pilotstudie wurden 3 Totenkopfpaffen des gotischen Typs (2 ♂♂, 1 ♀) von Geburt an auf künstlichen Ersatzmüttern (Muttersurrogaten) bis zum 3. bzw. 4. Lebensmonat isoliert aufgezogen. Das dabei entwickelte Haltungsverfahren gewährleistete eine weitgehend art- und altersgemäße Verhaltensentwicklung der

Vt. Nach Abschluß der isolierten Haltung konnten die Vt mit sozial erfahrenen Artgenossen vergesellschaftet werden. Aus dem Verlauf der sozialen Integration in die gemischtaltrigen Gruppen konnten zusätzliche Rückschlüsse über Auswirkungen der isolierten Aufzucht auf die Verhaltensentwicklung gezogen werden (Hopf et al., 1984).

Für die vorliegende Untersuchung wurden 6 Individuen vom Goten-Typ (Tab. 2) isoliert aufgezogen.

Tab. 2: Aufstellung der isoliert aufgezogenen Versuchstiere

Ind. Bez.	Sex	Geburts- datum	Zusammenführung mit peer	Einführung in die Gruppe
D	♂	8.6.79	11.9.79	12.11.79
F	♂	3.7.79	11.9.79	12.11.79
H	♂	28.2.80	-	6.06.80
I	♂	27.5.81	24.8.81	24.11.81
J	♂	7.7.81	24.8.81	24.11.81
K	♀	4.9.81	-	16.02.82

Zu Tab. 2: Ind.Bez.= Individuelle Bezeichnung; peer= Vt mit gleicher Aufzuchtserfahrung

Wenige Stunden nach der Geburt wurden alle Vt von der Mutter getrennt und auf ein Muttersurrogat in einem allseits geschlossenen Aufzuchtskäfig überführt. Während der rund 3 monatigen Einzelhaltung im Schallisolationsraum konnten die Vt nur von gleich unerfahrenen Artgenossen Vokalisationen hören. Die Aufzuchtskäfige bestanden aus einem Holzkasten (80 x 55 x 60 cm),

dessen Decke und vordere Schmalseite mit einer Milchglasscheibe versehen war. Die Frontscheibe ließ sich in einer seitlichen Schienenführung senkrecht hochziehen, wodurch das Vt Zugang zum angeschlossenen Testkasten (55 x 55 x 60 cm) erhielt. Sie diente ferner als Mattscheibe für die Projektion von Reizfilmen. Durch mehrere mit Tüchern abgedeckte Klappen und Öffnungen im Aufzuchtskasten erfolgten alle Pflegemaßnahmen, Video- und Filmaufnahmen und direkte Beobachtungen. Die Käfigbeleuchtung wurde durch eine regelbare 100 W Glühbirne zwischen 7.00 Uhr und 19.00 Uhr auf etwa 60 Lux eingestellt. Die Raumbeleuchtung war von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr eingeschaltet. Nachts blieb im Käfig ein Dämmerlicht von ca. 2 Lux erhalten. Die Raumtemperatur wurde bei 24° C, die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 60 % und 70 % gehalten.

Für das motorische Training der Vt war eine flexible Kunststoffleiter beweglich an der Käfigdecke aufgehängt. Das Muttersurrogat wurde ähnlich dem von Kaplan & Russel (1973) aus einem Plexiglaszylinder mit 7 cm Durchmesser und 25 cm Länge mit einem Stoffbezug aus Baumwolle konstruiert. Unterseits wurde die Milchflasche in einen Halter eingeschoben, so daß die Vt selbständig in der arttypischen Weise ventral an einem Kautschuksauger trinken konnten. Eine elektrische Heizung (M25/005 Heraeus-Wittmann) erwärmte die Surrogatoberfläche auf konstant 33° C, die Milch auf 36° bis 37° C. Über den rückwärtig angebrachten Metallrohr-Halter konnte das Surrogat mit dem Affensäugling durch einen Elektromotor in einem Winkel von 6° und mit einer Frequenz von 0,5 bis 3 Mal pro Sekunde auf und ab bewegt werden. An der Vorderseite war

ein Lautsprecher mit einem Übertragungsbereich von 270 Hz bis 14 kHz eingebaut.

Während der Einzelhaltung wurden folgende Bedingungen eingehalten:

- Strenge visuelle und taktile Abschirmung von Artgenossen.

Die notwendigen Pflegehandlungen wurden im Sinne der Untersuchung als Reizsubstitution aufgefaßt; es wurde alles vermieden, was die Pflegerhände in die Rolle eines Ersatzobjekts für soziale Bindungen hätte bringen können. Die Verhaltensreaktionen der Vt auf Pflegereingriffe wurden beobachtet und protokolliert.

- Auditive Abschirmung von sozial erfahrenen Artgenossen.
- Während der ersten 4 bis 10 Tage fast durchgehende Überwachung, Training und Hilfestellung bei Trinkversuchen des Säuglings.
- Milchflaschenwechsel und Käfigreinigung alle 4 Stunden.
- Wiegen des Vt und Wechseln des Surrogat-Stoffbezugs alle 2 bis 4 Tage.

Um einer sensorischen Deprivation entgegen zu wirken, wurden neben den laufenden Experimenten - täglich folgende Maßnahmen getroffen:

- Surrogatschaukeln für 5 Minuten, 8 bis 10 Mal in unregelmäßigen Zeitabständen.
- Präsentation eines passiv beweglichen, artgenossenähnlichen "Testobjekts" aus Stoff, 4 bis 6 Mal.
- Präsentation eines Mobile hinter einer klaren Plexiglasscheibe in unregelmäßigen Zeitabständen.

- Lauteinspielungen der menschlichen Stimme und künstlicher Geräusche vom Tonband, wobei sich der Lautsprecher außerhalb des Käfigs befand.

Weitere Einzelheiten der Haltungsbedingungen sind in Herzog & Hopf (1983, 1984) dargestellt.

Die motorische Entwicklung der unter den oben beschriebenen Bedingungen aufgezogenen Vt verlief im Rahmen derjenigen von normal in Gruppen aufgewachsenen Jungtieren. Sie explorierten die im Käfig gebotenen Strukturen und zeigten objektgerichtet die altersgemäßen Verhaltensweisen. An das Testobjekt richteten sie 15 der 16 altersgemäßen artspezifischen Verhaltensmuster (Ploog et al., 1967; Hopf et al., 1974), darunter solche mit komplexen Bewegungskoordinationen, die normalerweise im Verlauf sozialer Interaktionen auftreten, z.B. spielerisches Balgen, Hautpflege, Maullecken (ausgerichtet auf die analoge Struktur des Gesichtsschemas des Testobjekts) und genitales Imponieren. In dem angeborenen Repertoire fehlte lediglich ein Verhaltensmuster "Jagen", das einen lokomotorisch aktiven Partner erfordert. Diese spielerische Verhaltensweise trat jedoch sehr bald während der Zusammenführungen mit gleich erfahrenen Vt auf. Nach der Einführung in die Gruppe führten die Vt auch zunehmend komplexe Interaktionen aus (Hopf et al., 1984, 1985) und entwickelten altersgemäß weitere Verhaltensmuster, die erst später im Verlauf der Ontogenese auftreten, z.B. aus dem Bereich des Sexualverhaltens (vgl. Hopf, 1979).

Die meisten arttypischen Vokalisationen wurden ebenfalls während der isolierten Haltung festgestellt (Tab. 3).

Das Erstauftreten lag durchweg im Bereich entsprechender Erstbeobachtungen an normal aufgewachsenen Jungtieren (Winter et al., 1973).

Tab. 3: Vokalisationstypen der isoliert aufgezogenen Vt

<u>Vokalisationstyp:</u>	<u>Erstauftreten an Lebenstag:</u>
kurzer Piep	1
Isolations-Piep	1 - 2
Schrei-Piep	1 - 3
Twitt-Laut	1
Zwitschern	1
Trinkquarren	1
Kakeln	1
Tschak	1 - 10
Keckern	34 - 63
Spiel-Piep	62 - 85
Alarm-Piep	30 - 41
Bellen	4 - 58

2.2 Technische Hilfsmittel bei der Datenaufzeichnung und -auswertung

In Experimenten, in denen reizabhängig auftretende Verhaltensweisen quantitativ analysiert werden sollten (Versuchsschnitte: 4.4, 4.6, 4.7), wurden sowohl Zeitpunkt und Art der Reizgabe als auch die Reaktion der Vt mit Schwarz-weiß Videokameras des Typs RCA 2000 (Ultricon) und KOYO TVC-1101-4 über ein SONY Kameramischpult auf einen SONY U-matic VO-2630 Videorekorder aufgezeichnet. Ein FOR.A Video Timer VTG-33 blendete zusätzlich Datum und Zeitcode mit wahlweise 1/10 Sek. oder 1/100 Sek. Zeitauflösung in das Videobild ein.

Als Kontrollmonitor diente ein SANYO VM4512 A Audiomonitor. Ein Sprechprotokoll des Versuchsablaufs mit individueller Vt-Ansage (5 Fokustiere je Gruppe) wurde auf eine Tonspur, die Vokalisation der Vt auf die zweite Tonspur der U-matic Kassette aufgenommen. Die Auswertung erfolgte mit einem SONY U-matic VO-5800 PS Videorekorder mit Standbild und stufenlos regelbarer Bildfrequenz, einem SONY PVM-201 CE Audiomonitor und einem digitalen 10 Kanal-Auswertegerät für Häufigkeits- und Zeitmessung, Firma Meyer und Renz. Tonaufnahmen von Affen-Vokalisationen, die zur Archivierung oder spektrographischen Analyse bestimmt waren, wurden zusätzlich mit Sennheiser Mikrofonen des Typs MD 441 N, K3N/ME 40, K3N/ME 88 oder MKH 816 T auf UHER report oder REVOX B 77 MKII Tonbandgeräte mit 19 cm/sec Bandgeschwindigkeit aufgenommen. Für die spektrographische Lautanalyse wurde ein KAY digital 7800 Sonagraph verwendet (Filterbreite 90 Hz). Schallpegelmessungen erfolgten mit einem Oktav-Impuls-Schallpegelmesser, Rohde & Schwarz. Künstliche Lautreize wurden mit Tongeneratoren des Fabrikats Wavetek Typ 146 und Systron-Donner, Typ 410, mit Kontrolle über einen Oszillographen Typ 564 B, Rohde & Schwarz, erzeugt. Die Lautstärke von akustischen Versuchsreizen wurde mit einem JVC A-X40 Endverstärker eingepegelt, die Lauteinspielung in playback-Versuchen erfolgte mit FRWS 13 Visaton Breitband-Lautsprechern (35 Hz - 23 kHz) oder D-2806 2 A Dynaudio Hochtון-Kalotten (1 kHz - 40 kHz). Alle Messungen der Beleuchtungsstärke wurden mit einem Gossen Panlux electronic Luxmeter vorgenommen. Die Ergebniswerte für die unterschiedliche Dauer von Verhaltensreaktionen wurden mit dem Mann-Whitney U-test (einseitig) statistisch überprüft.

3. ERLÄUTERUNGEN ZU HÄUFIG VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN UND BEGRIFFEN

Abkürzungen:

AM:	Auslösemechanismus	(nach Schleidt, 1962)
AAM:	Angeborener AM	" "
EAAM:	Durch Erfahrung ergänzter AAM	" "
EAM:	Erworbener AM	" "
Vt:	Versuchstier, -e	
m/sec:	Meter pro Sekunde	
Sek.:	Sekunde, -n	

Begriffe:

Auslösemechanismus: Eine Kurzdefinition gibt Ewert (1976):
"Auslösemechanismen (AMs) sind sensorische Erkennungssysteme, denen feste Verhaltensprogramme zugeordnet sind. Diese Erkennungssysteme können angeboren sein (AAM), durch Lernvorgänge erweitert werden (EAAM) oder allein auf Lernbasis beruhen. Die zugeordneten Signale (Schlüsselreize oder Auslöser), die es zu erkennen gilt, sind meist einfach ausgeprägt und gestalthaft."

Weitere Begriffserläuterungen zur Ethometrie werden von Curio et al. (1973) übernommen:

Antwort: (= Handlung, hier der Alarm) ist die Gesamtheit der während und durch die Reizdarbietung ausgelösten Rufe und Bewegungen.

Antwortbereitschaft: ist der Ausdruck für die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer bestimmten Antwort bei konstantem Reiz.

Antwortstärke: (=Reaktionsstärke) ist ein quantitatives Maß für eine Handlung. In bezug auf eine bestimmte Reizsituation entspricht die Reaktionsstärke deren Auslösewert bei vorgegebener Antwortbereitschaft.

Ethometrie: ist die messende Analyse von Verhaltensleistungen auf Grund von Verhaltensäußerungen des ganzen Tieres.

Nachwirkung: einer Antwort ist die Gesamtheit der Rufe und Bewegungen, welche auf die die Antwort auslösende Reizdarbietung unmittelbar folgen.

Schlüsselreiz: ist ein qualitativ von anderen auslösenden Eigenschaften abhebbares Merkmal einer Reizsituation, dessen Veränderung eine quantitative und/oder qualitative Änderung der angesprochenen Antwort zur Folge hat.

Weitere Begriffe dienen als Kurzumschreibung für komplex strukturierte Verhaltensphänomene:

Bodenfeindreaktion*: Die Gesamtheit der vokalen und motorischen Alarmhandlungen, die gewöhnlich im Zusammenhang mit terrestrischen Feindreizen auftreten.

Flugfeindreaktion*: Die Gesamtheit der vokalen und motorischen Alarmhandlungen, die gewöhnlich durch Flugfeinde ausgelöst werden.

*Die Begriffe beinhalten keine endgültige Zuordnung von auslösenden Reizsituationen.

Expositionszeit: Die Dauer der Reizdarbietung (Schleidt, 1961).

Habituation: "Afferente Drosselung" (Ploog, 1964) einer Verhaltensantwort bei wiederholter Stimulation mit demselben Reiz, die zum Ausbleiben der Reaktion führen kann.

Laut: hier ein von einem Tier erzeugtes Schallereignis, das nach seiner physikalischen Struktur definiert ist.

Lauttyp: eine Stichprobe von Lauten mit ähnlichen physikalischen und funktionalen Merkmalen.

Vokalisation: Lautäußerung.

4. UNTERSUCHUNGSABSCHNITTE UND ERGEBNISSE

4.1 Beobachtungen zum spontanen Verlauf des Warn- und Fluchtverhaltens

Da die Haltungs-Käfige den Vt Sichtmöglichkeiten nach außen boten, ergab sich in allen Untersuchungsgruppen öfters Gelegenheit zur Beobachtung des spontan ablaufenden Alarmverhaltens. In den Labor-Gruppen wurden vor allem im Sommer täglich bis zu 6 Alarmreaktionen durch Vögel ausgelöst, die im Landeanflug in den Institutsgarten niedrig über das Deckenfenster strichen. Ursache für Bell-Alarm und Flucht der Gruppen unter die Käfigdecke waren gelegentlich im Institutshof oder -garten streunende Katzen oder Hunde mit auffälliger Farbmusterung im Fell. Beispiele aus Protokollnotizen verdeutlichen Zusammenhänge zwischen dem Reizkontext und dem Verlauf der Alarmreaktionen:

3.8.83, 18.05 Uhr, Gruppe 1:

Eine Saaßkrähe fliegt in ca. 3 Meter Höhe über das Dachfenster des Käfigs. Es sind 3 Alarmpieps zu hören; die Tiere flüchten mit wenigen raschen Sprüngen in verschiedene Richtungen. Kurzes freezing, Q (♂) nach ca. 3 Sek. wieder motorisch aktiv; Q (♂) geht nach 10 Sek. zurück an die Futterschale. Die ♀♀ N und X sind nach 23 Sek., U nach 25 Sek. zurück am Boden und normal aktiv.

13.8.84, 18.21 Uhr, Gruppe 2:

2 Tauben überfliegen niedrig (in ca. 1 Meter Höhe) das Deckenfenster. Äußerung von Alarmpieps und kurze Fluchtreaktion mit freezing. Gruppe sichert noch ca. 15 Sek. lang, danach Urinwischen und Fellkratzen bei G und R (♀♀).

2.5.83, 09.15 Uhr, Gruppe R:

2 Krähen fliegen niedrig über die Baumreihe hinter dem Außenkäfig heran (außerhalb des Sichtwinkels der Gruppe), und streichen im Tiefflug über das Deckengitter des Geheges. Die Gruppenmitglieder äußern eine rasche Serie von Alarmpieps (vgl. Abb. 8) und springen in verschiedene Richtungen auseinander. Einige Tiere flüchten über 3 bis 4 Meter Distanz. Die freezing-Phase dauert 5 bis 10 Sek. an, danach noch ca. 30 Sek. anhaltendes Sichern, Urinwischen und Fellkratzen bei einigen Tieren.

Weitere Beobachtungen, die geeignet erscheinen, die auslösende Reizsituation zu kennzeichnen, werden im folgenden zusammenfassend dargestellt:

Im Zoo Rheine (Gruppe R) wurden am 23.10.84 zwischen 09.00 Uhr und 10.45 Uhr bei bedecktem Himmel 6 Landeanflüge von Weißstörchen in das nahegelegene Storchengehege des Zoos beobachtet. Die Störche näherten sich im Segelflug von Osten, überflogen das Storchengehege und schwenkten dann in ca. 30 bis 50 Meter Entfernung vom Totenkopffaffengehege (Gruppe R) in einer langgestreckten Kurve zur Landung ein. In keinem Fall war eine Alarmierung in der Gruppe festzustellen; gelegentlich sicherten einzelne Gruppenmitglieder mit Blickrichtung zum Storchengehege.

Um 12.20 Uhr landete bei sonnigem Wetter erneut ein Weißstorch in der oben beschriebenen Weise, wobei der Schatten des Vogels quer über den Boden des Totenkopffaffen-Käfigs strich. Die Gruppe äußerte 5 bis 6 Alarmpieps in rascher Folge, verbunden mit einer heftigen Fluchtreaktion. Um 12.48 Uhr wurde erneut eine Alarmpiep-Reaktion in ähnlicher Weise durch den Schatten

eines Weißstorchs ausgelöst, während weitere Landeanflüge ohne Schattenwurf die Gruppe nicht alarmierten.

Allgemein war in fast allen beobachteten "Vogelalarm"-Situationen die motorische Reaktion auf eine Alarmpiep-Vokalisation durch eine reflexartig rasch verlaufende, räumlich ungerichtete Flucht aller Gruppenmitglieder gekennzeichnet. Nach einer meist wenige Sekunden dauernden Phase der vollständigen Immobilität, in der selten vokalisiert wurde, setzte erst nach und nach wieder die normale motorische Aktivität der Tiere ein, wobei aber immer wieder nach oben, in die Richtung möglicher Flugfeinde, geschaut wurde ("Sichern"). Charakteristisch für das Ende der Alarmierung waren "Komfortbewegungen" (Baerends & Baerends, 1950), Anzeichen der motorischen Lockerung, wie Fellkratzen, Rückenwälzen, Urinwischen und Gesichtreiben an der Unterlage.

Es war auffallend, daß auch schnell fliegende Vögel nur selten Alarmpieps auslösten, wenn sie in größerer Entfernung das Gesichtsfeld der Vt passierten. Flogen z.B. Tauben oder Enten in 10 bis 20 Metern Höhe über einen der Beobachtungskäfige, sicherten die Tiere lediglich, wobei sie manchmal Keckerlaute äußerten. Dagegen wurden häufig Alarmreaktionen protokolliert, wenn Tauben, Enten oder ein Starenschwarm sehr niedrig über den Käfig flogen.

In allen Untersuchungsgruppen konnten Alarmpieps und das oben beschriebene Fluchtverhalten auch künstlich mit rasch bewegten Objekten hervorgerufen werden. Zum Beispiel waren eine schwarze Vogelattrappe (Flügelspannweite ca. 50 cm), die an einem Nylonfaden schnell am Käfig vorbeigezogen wurde, und

eine rote Wurfscheibe mit 30 cm Durchmesser in allen Fällen wirksame Reize, unabhängig davon, ob die Objekte oberhalb des Käfigs oder in Bodennähe geboten wurden.

Außerungen von Alarmpieps traten niemals in einem prinzipiell anderen situativen Kontext als oben beschrieben, etwa im Verlauf sozialer Interaktionen oder angesichts von Bodenfeinden, auf. Der als Bellen bezeichnete Warnlaut wurde dagegen nur in Bodenfeind-Situationen festgestellt.

Zum Beispiel am 13.8.84, als Gruppe 1 in ca. 25 Metern Distanz im Institutshof eine weiß-grau gescheckte Katze sah. Bei Gruppe 2 wurde Bell-Alarm protokolliert am 19.4.83, 17.00 Uhr, am 26.4.83, 13.40 Uhr, und am 26.11.84 um 16.05 Uhr. Anlaß war hierbei jeweils ein Hund, der in etwa 30 bis 40 Metern Entfernung zu sehen war. Bei den 4 genannten Alarmsituationen warnten jeweils nur 1 bis 2 Individuen die anderen Gruppenmitglieder mit Bell-Lauten. Die jeweilige Gruppe flüchtete nur kurz in den oberen Käfigbereich und kehrte nach wenigen Minuten zur normalen Aktivität zurück.

Heftige Fluchtreaktionen und Bellen der gesamten Gruppe ließen sich dagegen mit einer ca. 40 cm langen Stoffkatze erzeugen, deren Fellbezug schwarze Flecken auf hellgelbem Grund aufwies. Bei Darbietung der Attrappe für 10 Sekunden in 4 bzw. 30 Metern Distanz zum Käfig dauerte die Alarmierung in

Vt-Gruppe 1: 310, 282 und 295 Sekunden (4 Meter Distanz) bzw.

172, 215 und 166 Sekunden (30 Meter Distanz), in

Vt-Gruppe 2: 873, 543 und 712 Sekunden (4 Meter Distanz) bzw.

283, 315 und 305 Sekunden (30 Meter Distanz).

Bell-Alarm wurde regelmäßig auch ausgelöst, wenn der Pfleger ein Gruppenmitglied aus dem Käfig fing, bzw., wenn der Pfleger oder andere Personen mit dem Fangnetz in der Hand das Labor betraten.

Der Ablauf des motorischen und vokalen Verhaltens in Bodenfeind-Situationen war völlig verschieden von der Alarmpiep-Reaktion: Hatte eines der Tiere einen potentiellen Bodenfeind wahrgenommen, begann es sofort zu bellen. Unmittelbar darauf flüchtete die gesamte Gruppe gerichtet nach oben und drängte sich unter dem Deckengitter zusammen, wobei weitere Individuen zu bellen begannen. Von dieser Position aus orientierten sich nun alle Gruppenmitglieder visuell; war der Standort des Feindes ausgemacht, wurde er fortwährend fixiert und in der Regel so lange verbellt, bis er verschwunden bzw. nicht mehr sichtbar war. Das adulte Männchen sprang häufig im Klettergerüst ein Stück dem Feind entgegen und rüttelte heftig an verschiedenen flexiblen Käfigstrukturen ("Wutrütteln", Ploog, 1963; Ploog et al., 1963, 1967). Nach der Alarmierung kam stets das Männchen als erstes Gruppenmitglied wieder zum Boden herab, um sich Futter zu holen. Es konnten noch mehrere Minuten vergehen, bis auch die Weibchen und subadulten Individuen das Deckengitter verließen und sich zögernd dem Bodenbereich näherten. Jungtiere im Traglingsalter wurden bei Bell-Alarm stets von einem Weibchen mitgetragen, blieben aber bei Alarmpieps häufig sich selbst überlassen. In Abb. 1 ist der Zeitverlauf des Alarmverhaltens in der Flugfeind- und Bodenfeindsituation schematisch dargestellt.

Jungtiere reagierten bereits im 1. Lebensjahr auf Alarmpieps mit dem kompletten Flucht- und freezing-Verhalten. Bei Bell-Alarm beteiligten sie sich nicht erkennbar an der Haßreaktion der Gruppe, sondern sprangen stets prompt auf den Rücken der Mutter oder eines anderen Weibchens.

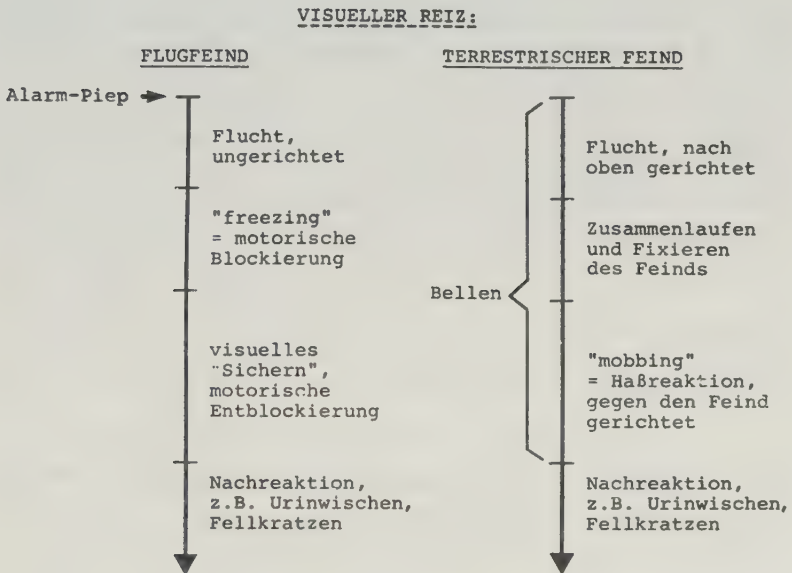


Abb. 1: Schematischer Zeitverlauf der vokalen und motorischen Verhaltensmuster bei Alarmierung durch einen Flugfeind oder Bodenfeind.

4.2 Experimente zur Erkennung visueller Reizmuster in der Filmprojektion bei sozial erfahrenen Untersuchungsgruppen

Die Filmexperimente wurden bei den gemischtaltrigen Untersuchungsgruppen P1 und P2 durchgeführt. Beide Gruppen enthielten männliche und weibliche adulte Wildfänge, sowie subadulte und juvenile Tiere der F1-Laborgeneration, Nachzuchten der jeweiligen Gruppe (vgl. Tab. 1).

Die Projektion der Reizfilme (Super-8-Farbfilm, Kodachrome 40) erfolgte mit einem Bauer TS Filmprojektor, der mit einer Halogenprojektionslampe (12 Volt/150 Watt) ausgerüstet war. Der Projektor wurde mit einer Fuß-Fernbedienung eingeschaltet, so daß sich der Experimentator nicht unmittelbar vor Reizgabe im Raum bewegen mußte. Bei einer Filmtransportgeschwindigkeit von 18 Bildern pro Sekunde wird bei dem verwendeten Projektor zur Verminderung des sog. Bildflimmerns jedes Einzelbild dreimal projiziert; die Projektionsfrequenz entspricht daher 54 Bildern pro Sekunde.

Der Filmprojektor stand unter einer Abdeckung unmittelbar vor dem Käfigsockel, die Projektionsleinwand wurde in 3 Metern Abstand zur Frontglasscheibe des Käfigs angebracht. Das in etwa einem Meter Höhe über dem Boden gebotene Projektionsbild hatte eine Kantenlänge von ca. 1 m Breite x 80 cm Höhe (Abb. 2).

In einer Vorbeobachtung von 5 bis 10 Minuten Dauer wurde die Situation in der Versuchsgruppe festgestellt und protokolliert. Fanden in dieser Zeit heftige aggressive Auseinandersetzungen statt, oder schliefen mehrere Gruppenmitglieder, wurde der

Versuch verschoben. An einem Versuchstag wurden nicht mehr als 3 unterschiedliche Reizfilme im Zeitabstand von ca. 30 bis 60 Minuten geboten.

Alle Reizfilme wurden mit einer Zeiss Ikon M811 Super-8-Filmkamera mit einem festen Zeitschema aufgenommen: Nach einem Vorspann von 30 Sekunden Dauer mit einer indifferenten oder neutralen Bildinformation folgte vor demselben Bildhintergrund die Präsentation des kritischen Reizmusters, die Dauer der Reizvorführung richtete sich nach dem Inhalt; sie lag zwischen 0,5 und 40 Sekunden. In der Projektion wurden die verschiedenen Nahrungs- und Feindobjekte annähernd im natürlichen Größenmaßstab (Ausnahme: Mensch) und mit natürlicher Bewegungsgeschwindigkeit (Ausnahme: Attrappenreize) gezeigt. Vokale Reaktionen der Vt wurden auf Tonband aufgenommen und stichprobenweise sonagraphisch analysiert.

Folgende Reizmuster wurden im Verlauf des Untersuchungsabschnitts in je 3 bis 5 Experimenten beiden Vt-Gruppen geboten:

Tab. 4: Terrestrische Feinde und Vergleichsobjekte

Film Nr.: Beschreibung des Reizmusters:

- | | |
|---|--|
| 1 | Ozelot, durchläuft Bildausschnitt in ca. 5 Sekunden |
| 2 | Leopard, " " " |
| 3 | Gepard, " " " |
| 4 | Capybara, südamerikanisches Wasserschwein,
Bewegung ähnlich Film 1 |
| 5 | Meerschweinchen, Fellfärbung: weiß und braun gescheckt,
Bewegung ähnlich Film 1 |

Film Nr.: Beschreibung des Reizmusters:

- 6 Kaninchen, Fellfärbung: grau, Bewegung ähnl. Film 1
- 7 Afrikanischer Elefant, Seitenansicht
- 8 Gefleckte Stoffkatze, gelbe Grundfarbe mit schwarzer Fleckung; wird in Richtung des Betrachters abwechselnd vorgestoßen und zurückgezogen (Abb. 16)
- 9 Gelbe, runde Plastikschele, mit 8 schwarzen unregelmäßigen Flecken; Bewegung wie unter Nr. 8 beschrieben
- 10 Gelbe, runde Plastikschele; Bewegungskomponente wie unter Nr. 8 beschrieben
- 11 Lebende Schlange, Leoparden-Natter, Färbung: braun, mit rötlichem Fleckenmuster; Bewegungskomponente: Schlange liegt zusammengerollt - hebt den Kopf - Fangstoß mit dem Kopf in Richtung Betrachter
- 12 Schlangennatter, Modell einer Boa constrictor, Farben: hellbraune Grundfarbe, unregelmäßige schwarze und rote Bänderung (Abb. 17); Bewegungskomponente wie unter Nr. 8 beschrieben
- 13 Zylindrischer Holzstab, naturfarben, Bewegungskomponente wie unter Nr. 8 beschrieben
- 14 Natürliches Augenschema: Augenpaar einer Katze, mit schwarzer Pupille; Bewegungskomponente: stehend, dann Annäherung an den Betrachter
- 15 Künstliches Augenschema: weiße Augenkreise mit schwarzer Pupille, Hintergrund schwarz; Bewegungskomponente wie bei Nr. 14 beschrieben

Tab.5: Luftfeinde und Vergleichsobjekte

Film Nr.: Beschreibung des Reizmusters:

- 16 Raubvogelschema 1, nach Schleidt(1961), leicht verändert: schwarze Silhouette eines Raubvogels auf weißem Hintergrund. Gleichmäßige Bewegung horizontal durch das Bild innerhalb von 2 Sek.
- 17 Raubvogelschema 2, wie Nr. 16; Bewegung durch den Bildausschnitt innerhalb von 0,5 Sek.
- 18 Raubvogelschema 3, wie Nr. 16; vertikale Bewegungsrichtung, von oben nach unten durch den Bildausschnitt, in 0,5 Sek.
- 19 Raubvogel-Vergleichsschema 1: schwarze Kreisscheibe auf weißem Hintergrund; gleichmäßige, horizontale Bewegung durch den Bildausschnitt in 0,5 Sek.
- 20 Raubvogel-Vergleichsschema 2: schwarzes, aufrecht stehendes Rechteck; Bewegungskomponente wie bei Nr. 19 beschrieben
- 21 Natürlicher Raubvogel, segelnd, ohne Bewegungskomponente im Bildausschnitt (Habicht)
- 22 Natürlicher Raubvogel, rüttelnd, ohne Bewegungskomponente im Bildausschnitt (Turmfalke)
- 23 Raubvogel: Eule, auf Ast sitzend, ohne Bewegung
- 24 Huhn, Farbe: weiß, läuft durch den Bildausschnitt
- 25 Pfau, läuft durch den Bildausschnitt

Tab. 6: Nahrung und situationsabhängige Reize

Film Nr.: Beschreibung des Reizmusters:

- 26 Nahrung 1: eine Banane wird geschält und in Scheiben geschnitten
- 27 Nahrung 2: eine Grille, läuft auf einem grünen Untergrund durch das Bild
- 28 Nahrung 3: eine Stubenfliege, läuft auf einer Glasscheibe umher, Hintergrund hellblau
- 29 Person A, Bewegung mit den Armen
- 30 Person A, Vorspann: wie in Nr. 29, nach 20 Sek. wird ein Fangnetz hinter einem Vorhang hervorgeholt, und es werden Fangbewegungen mit dem Fangnetz in Richtung des Betrachters ausgeführt (das Fangnetz wird üblicherweise zum Herausfangen der Affen aus den Käfigen verwendet, wenn Tiere medizinisch untersucht oder gewogen werden sollen)
- 31 "Fänger" 1, Vorspann: die geschlossene Labortür, deren Anblick den Affengruppen vertraut ist; nach 20 Sek. wird die Tür geöffnet und der Tierpfleger betritt den Raum, wie gewöhnlich mit einem grauen Arbeitskittel bekleidet
- 32,33 Vergleichspersonen 1 und 2, weiblich, bekleidet mit weißem Laborkittel
- 34 "Fänger" 2: Vorspann wie in Film 31; nach 20 Sek. betritt Person B, männlich, Vollbart, bekleidet mit weißem Laborkittel, das Labor und bleibt stehen;

Film Nr.: Beschreibung des Reizmusters:

nach 15 Sek. "fährt" Bildausschnitt näher an das Gesicht heran

35,36 Vergleichspersonen 3 und 4, männlich, Vollbart, bekleidet mit weißem Laborkittel; nach 15 Sek. "fährt" der Bildausschnitt näher an das Gesicht der Person heran

Ergebnisse

Die auf die Leinwand gerichtete Blickzuwendung der Vt war in beiden Untersuchungsgruppen während der Filmprojektion stark erhöht. Bei der Vorführung von bestimmten Nahrungs- und Feindreizmustern wandten die Tiere den Blick nur während kurzer Lokomotionsphasen vom Filmbild ab. In der Regel erhöhte sich die lokomotorische Aktivität in der jeweiligen Vt-Gruppe bereits während des Filmvorspanns deutlich: die Tiere ließen bevorzugt in mittlerer Höhe des Käfigs, auf der 4. bis 6. Ebene des Klettergerüsts, zusammen und fixierten die Bildfläche, wobei die arttypischen Begleitbewegungen des Kopfes und des Oberkörpers auftraten.

Alle Filmvorführungen von Raubkatzen (Film 1,2,3) sowie von einfachen Raubkatzen-Attrappen (Film 8,9) lösten vollständige "Bodenfeindreaktionen" aus, verbunden mit Flucht unter die Käfigdecke und heftigem Vokalisieren des Bellens, wie unter Abschnitt 4.1 beschrieben. Die Alarmierung der Gruppen durch die 5 bis 10 Sekunden lang sichtbaren Reizmuster konnte bis

zu 9 Minuten (Gruppe P1) und 13 Minuten (Gruppe P2) Dauer anhalten, wobei in einigen Fällen in Gruppe P2 bis zu 120 Bell-laute, z.B. im ersten Versuch mit Film Nr. 2, geäußert wurden. In den meisten Versuchen dauerte die Alarmierung zwischen 3 und 6 Minuten an, wobei die Zahl der Bell-Vokalisationen stark schwankte.

Bei den in Film 4, 5, 6, 7 dargestellten Säugetieren, sowie bei der gelben Plastischale ohne Fleckung (Film 10) zeigten die Vt lediglich erhöhte Blickzuwendung. Film Nr. 4 (Capybara) führte in beiden Gruppen bei angespannter visueller Beachtung in 3 Fällen zur Äußerung von Keckern.

Alle Filmvorführungen einer lebenden Schlange (Film 11) und einer naturähnlichen Schlangenattrappe (Film 12) lösten in beiden Gruppen mäßig starke Fluchtbewegungen über kürzere Distanzen aus. Die Zahl der Bell-Vokalisationen lag durchweg niedriger als bei den Raubkatzen-Filmen, sie schwankte zwischen 3 bis 9 (Gruppe P1) und 6 bis 18 (Gruppe P2). Der in Film 13 gezeigte unstrukturierte Holzstab, sowie die Augenschemata in Film 14 und 15 bewirkten keine spezifischen Verhaltensänderungen.

Tabelle 7a gibt eine Übersicht über das Auftreten von motorischen und vokalen Alarmreaktionen auf die Reizfilme Nr. 1 bis Nr. 15. In Tabelle 7b sind die Dauern der aufgetretenen Bodenfeindreaktionen sowie die Anzahl der Warnvokalisationen, soweit sie stichprobenweise festgestellt wurde, zusammengefaßt.

Tab. 7a: Anzahl von Alarmreaktionen in jeweils
3 Filmexperimenten mit Bodenfeind- und
Vergleichsmustern

Film Nr.:	Reizmuster	Flucht		Bell- Vokalisation	
		P1	P2	P1	P2
1	Ozelot	3	3	3	3
2	Leopard	3	3	3	3
3	Gepard	3	3	3	3
4	Capybara	0	0	0	0
5	Meerschweinchen	0	0	0	0
6	Kaninchen	0	0	0	0
7	Elefant	0	0	0	0
8	Raubkatzenattrappe	3	3	3	3
9	Gelbes Objekt, gefleckt	3	3	3	3
10	Gelbes Objekt, ungefleckt	0	0	0	0
11	Schlange	3	3	3	3
12	Schlangenattrappe	3	3	2	3
13	Holzstab	0	0	0	0
14,15	Augenschema	0	0	0	0

Tab. 7b: Dauer der Alarmierung und Anzahl der Bell-
Vokalisationen in Filmexperimenten mit
Bodenfeind- und Vergleichsmustern

Film Nr.:	Reizmuster	Vt.- Gruppe	Alarmdauer (Sekunden)			Bell-Laute (Anzahl)		
			Exp.: 1	2	3	1	2	3
1	Ozelot	P1:	442	354	365	90	-	62
		P2:	310	385	484	85	-	119
2	Leopard	P1:	315	340	290	71	-	-
		P2:	775	396	478	120	-	-
3	Gepard	P1:	245	328	316	66	-	-
		P2:	306	437	270	73	-	-
8	Raubkatzen- attrappe	P1:	296	222	239	49	-	-
		P2:	215	248	183	65	-	-
9	Raubkatzen- attrappe	P1:	145	192	205	40	-	-
		P2:	186	164	223	38	-	-
11	Schlange	P1:	36	47	45	5	9	8
		P2:	62	58	71	13	14	18
12	Schlangen- attrappe	P1:	16	34	28	0	4	3
		P2:	61	49	34	12	10	6

Zu Tab. 7b: Exp. = Experiment

Von den gezeigten Raubvogelschemata (Film 16 bis 25) bewirkten nur die in Film 17, 18, 19, 20 gezeigten Muster, die eine rasche Bewegungskomponente aufwiesen, deutliche Fluchtreaktionen und Alarmpiep-Vokalisationen (Tab. 7c). Das Raubvogelschema in Film 16 löste nur in einem Experiment in Gruppe P1 die Äußerung eines Alarmpieps aus; doch bei fast allen Vorführungen waren in beiden Gruppen kurze Fluchtbewegungen und

bis zu einer Minute lang anhaltendes Sichern zu beobachten, regelmäßig wurden dabei Keckerlaute geäußert.

Tab 7c: Anzahl von Alarmreaktionen in jeweils 5 Filmexperimenten
mit Raubvogel- und Vergleichsmustern

Film Nr.:	Reizmuster	Flucht und Sichern		Alarmpiep- Vokalisation	
		P 1	P 2	P 1	P 2
16	Raubvogelschema 1 horizontal bewegt (2 Sek.)	4	4	1	0
17	Raubvogelschema 2 horizontal bewegt (0,5 Sek.)	5	4	5	3
18	Raubvogelschema 3 vertikal bewegt (0,5 Sek.)	5	5	4	3
19	Kreisschema horizontal bewegt (0,5 Sek.)	5	5	4	4
20	Rechteck horizontal bewegt (0,5 Sek.)	5	5	4	5
21	Habicht, auf der Stelle segelnd	0	0	0	0
22	Turmfalke, rüttelnd	0	0	0	0
23	Eule, sitzend	0	0	0	0
24	Huhn, am Boden laufend	0	0	0	0
25	Pfau, am Boden laufend	0	0	0	0

Die motorischen und vokalen Verhaltensreaktionen auf Vorführung der Filme 26 bis 36 sind in Tab. 8 zusammengefaßt. In Film 26 wurde die routinemäßige Zubereitung einer kleineren zusätz-

lichen Futterration gezeigt, die beide Vt-Gruppen in unregelmäßigen Abständen, etwa zweimal wöchentlich, erhielten. Die Tiere in beiden Gruppen konnten die Futterzubereitung stets durch die Frontglasscheibe des Käfigs sehen. Bei allen Filmvorführungen des Films 26 kam es zu der gleichen Verhaltenskoordination wie in der realen Situation: Sobald das Futter sichtbar wurde, erhöhte sich sofort die lokomotorische Aktivität in der Gruppe. Die Tiere liefen und sprangen lebhaft größere Strecken im Käfig hin und her, näherten sich immer wieder der Glasscheibe und äußerten lange Serien von Zwitscherlauten. Sehr ähnlich verhielten sich die Vt-Gruppen motorisch und vokal während der Vorführungen von Insekten, in Film 27 und 28; dabei sprangen einzelne Vt gelegentlich ein Stück an der Glasscheibe hoch und führten mit Armen und Händen Fangbewegungen aus.

Auch für die Personendarstellungen in den Filmen 29 bis 33 lagen Vergleichsbeobachtungen über das Verhalten beider Gruppen, für die Filme 34 bis 36 in Gruppe P1, in der realen Situation vor. Da der Tierpfleger ("Fänger" 1, Film 31) für das Herausfangen von erkrankten oder zu wiegenden Tieren zuständig war, löste sein Erscheinen außerhalb der täglichen Reinigungs- und Fütterroutine heftige Flucht und Bell-Vokalisationen aus. Das gleiche galt für beliebige Personen, die mit dem Fangnetz in der Hand das Labor betraten (Film 29,30). "Fänger" 2 (Film 34) wurde nach einem einmaligen Eingriff in die Gruppe P1 von allen Mitgliedern der Gruppe wie ein Bodenfeind behandelt. Die betreffende Person hatte ein Neugeborenes, das am ersten Lebenstag an Geburtsverletzungen starb, aus der Gruppe entfernt.

Die genannten Personen lösten in den Filmvorführungen bei beiden Gruppen (Film 30, 31) bzw. in Gruppe P1 (Film 34) komplette Bodenfeindreaktionen, wie in den realen Situationen, aus. Dies traf auch für die 3. Vorführung von Film 34 zu, die erst 3 Monate nach dem ersten Experiment stattfand. Bei Vorführung der Vergleichspersonen (Film 32, 33, 35, 36) trat in keinem Experiment Warn- oder Fluchtverhalten auf. In 2 Fällen wurde in Vt-Gruppe P1 anfangs Keckern geäußert. Die Gruppenmitglieder beendeten die Lautäußerungen und setzten die Nahrungsaufnahme fort, sobald der Bildausschnitt das Gesicht der Vergleichspersonen angenähert zeigte.

Tab.8: Übersicht der Verhaltensreaktionen in Untersuchungsgruppe P1 und P2 auf Nahrung und erfahrungsabhängige Reizsituationen im Filmexperiment

Film Nr.:	Reizmuster	motorisch	Vokalisationen
26	Banane	aktiviert;annähern	Zwitschern
27	Feldgrille,laufend	aktiviert;annähern Fangbewegungen	Zwitschern
28	Stubenfliege,laufend	wie 27	Zwitschern
29	Person A	unspezifisch	keine
30	Person A,mit Fangnetz	Flucht, mobbing	Bellen
31	"Fänger" 1	Flucht, mobbing	Bellen
32,33	Vergleichspersonen 1 + 2	unspezifisch	keine
34	"Fänger" 2 (Gr. P1)	Flucht, mobbing	Bellen
35,36	Vergleichspersonen 3 + 4 (Gr. P1)	aktiviert	Keckern

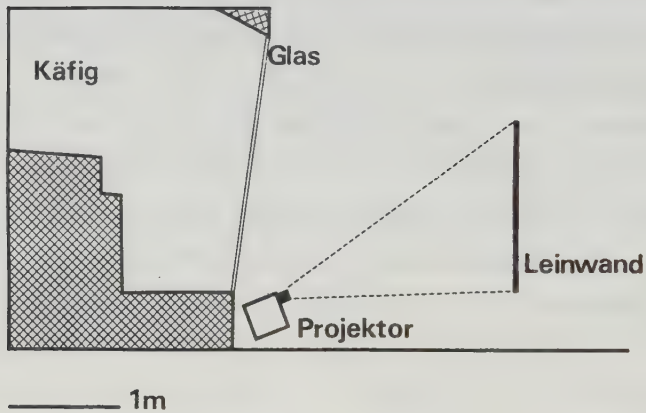


Abb. 2: Versuchsanordnung zur Projektion reizkontrollierter Filme (Abschnitt 4.2).

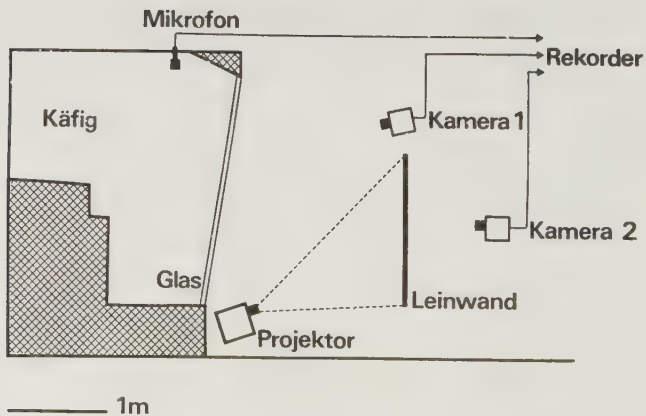


Abb. 3: Versuchsanordnung zur ethometrischen Analyse optischer Feindschemata. Kamera 1 dient der Video-Kontrolle der Verhaltensreaktionen, Kamera 2 registriert synchron die Filmprojektion (Abschnitt 4.4).

4.3 Filmprojektion von Nahrungs- und Feindreizen bei isoliert aufgezogenen Versuchstieren

Sobald die Vt im Verlauf des 2. Lebensmonats eine gut koordinierte Lokomotion und ein lebhaftes visuelles Explorationsverhalten zeigten, wurde mit den Filmprojektionen ausgewählter optischer Reizmuster begonnen. Als Leinwand diente hierbei die 3 mm starke Milchglas-Frontscheibe des Aufzuchtskäfigs. Der Strahlengang des Filmprojektors wurde über einen im benachbarten Testkäfig im Winkel von 45° aufgestellten Spiegel in Rückprojektion auf die Mattscheibe gelenkt. Mit einer Videokamera, die mit einer Weitwinkel-Optik von 6 mm Brennweite ausgerüstet war, konnte fast der gesamte Innenraum des Aufzuchtskäfigs, einschließlich der 40 x 35 cm großen Projektionsfläche auf der Frontscheibe, erfaßt werden (Abb. 4). Das Verhalten der Vt D und F wurde nach direkter Beobachtung protokolliert, bei Vt H, I, J und K videographiert und anschließend ausgewertet.

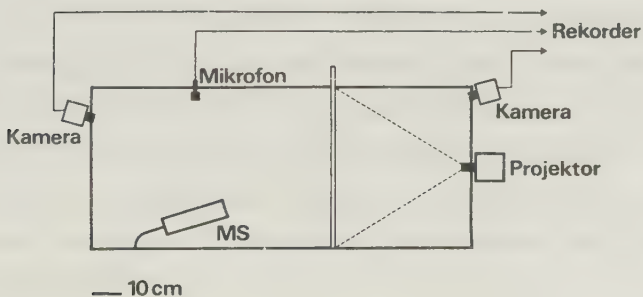


Abb. 4: Versuchsanordnung zur Projektion von Reizfilmen bei isoliert aufgezogenen Vt; während eine Videokamera am Aufzuchtskäfig (links) das Verhalten des Vt aufzeichnet, kontrolliert die zweite Kamera am Testkäfig (rechts) die Projektion des Films. MS= Muttersurrogat.

Ein Versuch begann mit einer etwa 2 minütigen Vorbeobachtung, in der festgestellt wurde, ob das Vt motorisch aktiv war. Gegen Ende der Vorbeobachtung wurde die Käfigbeleuchtung über einen Spannungsregler von der normalen Tagesbeleuchtung von 60 bis 70 Lux langsam bis auf eine Restbeleuchtung von 5 Lux reduziert. Zur Gewöhnung der Vt an die Versuchsprozedur wurde mehrmals täglich die Käfigbeleuchtung in unregelmäßigen Zeitabständen entsprechend verändert und ein Laufgeräusch des Projektors geboten. Es wurden maximal 3 verschiedene Reizmuster je einmal pro Tag gezeigt. Folgende Filme wurden je dreimal pro Versuchstier eingesetzt: als Beutefeind-Muster Film Nr. 1, 3, 8, 11, 16, 17, 18 und 19, als Nahrungsreize Film Nr. 26, 27 und 28 (vergl. Abschnitt 4.2).

Über das Käfig-Mikrofon wurden die Vokalisationen der Vt registriert und auf ein Tonband bzw. auf eine der Tonspuren des Videorekorders aufgezeichnet.

Ergebnisse

Innerhalb weniger Tage hatten sich die Vt an das Einstellen der Versuchsbeleuchtung gewöhnt. In der Regel setzten sie sich bei Beginn der Projektion auf das Muttersurrogat und betrachteten die Projektionsfläche, wobei die arttypischen Fixierbewegungen des Kopfes auftraten. Nach einigen Sekunden verließen die Vt oft das Muttersurrogat, liefen zur Frontscheibe und explorierten im Projektionsbild dargebotene Strukturen visuell, versuchten, markante Strukturen zu belecken (orales Inspizieren), zu ergreifen oder an ihnen hochzuklettern. Keines der in Film 1, 3, 8 und 11 gezeigten Bodenfeind-Muster

bewirkte andere Verhaltensreaktionen als das oben beschriebene Explorationsverhalten. Das gleiche trifft zu für den Nahrungsreiz in Film 26.

Die Raubvogelschemata in Film 17 und 18 sowie das Kreisschema in Film 19 lösten in der Mehrzahl der Experimente Alarmpiep-Vokalisation, Flucht- bzw. freezing-Verhalten und Sichern aus, das langsam bewegte Raubvogelschema, Film 16, in keinem Fall (Tab. 9).

Bei Vorführung der Filme 27 und 28 mit Darstellungen von lebenden Insekten zeigten die Vt differenzierte Bewegungskoordinationen des Beutefangs. Hierbei wurde das auf der Bildfläche hin und her laufende Insekt zunächst anvisiert und mit Blickbewegungen verfolgt. Darauf näherten sich die Vt langsam mit einer angespannten Körperhaltung, um plötzlich mit einem raschen Sprung an die Mattscheibe zu gelangen, wo sie mit einer gezielten Fangbewegung beider Hände versuchten, das abgebildete Insekt zu ergreifen. In drei Fällen (Vt H, K) war darüber hinaus zu beobachten, daß die Vt die nach der Fangbewegung geschlossene Hand zum geöffneten Mund führten und einige Kaubewegungen ausführten. Derartige Bewegungsmuster hatten die Vt verschiedentlich an lebenden, in den Aufzuchtstägig eingedrungenen Fliegen ausgeführt. Sie waren in diesem Alter jedoch noch nicht in der Lage, feste Nahrung zu kauen und zu verschlucken.

Tab. 10 gibt einen Vergleich der Verhaltensreaktionen der isoliert aufgezogenen und der sozial erfahrenen Versuchstiere (Gruppe P1 und P2) auf eine Auswahl von Film-Reizmustern.

Tab. 9: Anzahl artspezifischer Verhaltensreaktionen in je
3 Experimenten an isoliert aufgezogenen Vt

Film Nr.:	Reiz:	Versuchstier:					
		D	F	H	I	J	K
1,3,8	Raubkatze	0	0	0	0	0	0
11	Schlange	0	0	0	0	0	0
16	Raubvogel (2 Sek)	0	0	0	0	0	0
17	Raubvogel (0,5 Sek)	2	2	2	3	3	2
18	dto., vertikal	-	-	2	2	3	3
19	Vergleichsschema Kreis	3	2	3	3	2	3
26	Frucht	0	0	0	0	0	0
27	Grille	2	2	3	2	3	3
28	Fliege	2	3	3	3	3	3

- nicht getestet

Sek= Sekunden

Tab.10: Verhaltensreaktion auf visuelle Reizmuster

Film Nr.:	Reiz:	Wildfänge	6 isolierte
		(2 Gruppen):	Vt:
1,3	Raubkatze	+	-
8	Raubkatze,Modell	+	-
11	Schlange	+	-
16	Raubvogel (2 Sek)	-	-
17	Raubvogel(0,5 Sek)horizontal	+	+
18	Raubvogel(0,5 Sek)vertikal	+	+
19	Vergleichsschema (Kreis)	+	+
26	Nahrung 1: Frucht	+	-
27,28	Nahrung 2: Insekt	+	+

+ artspezifisch, - indifferent

Sek= Sekunden

4.4 Ethometrische Untersuchung ausgewählter Reizkonfigurationen von optischen Feindschemata

4.4.1 Raubkatzenschema

Den altersgemischten Untersuchungsgruppen 1 und 2 wurde in jeweils 3 Vorversuchen ein Nahrungsreiz (Futterzubereitung, Film 26) und ein Feindschema (Schlangenattrappe, Film 12) nach dem in Abschnitt 4.2 dargestellten Verfahren in der Filmprojektion geboten. Bei allen Reizvorführungen zeigten beide Vt-Gruppen die gleichen arttypischen vokalen und motorischen Verhaltensmuster, wie beim direkten Anblick der realen Objekte (vgl. Gruppe P1 und P2, Abschnitt 4.2).

Aufgrund der Ergebnisse der Filmvorführungen von natürlichen Raubkatzen und Raubkatzenattrappen in Abschnitt 4.2 wurde eine Reihe von Super-8-Farbfilmen mit 8 schematisierten Attrappen erstellt, die sich nach den Parametern der Bewegungskomponente, Form, geometrischen Anordnung, Farbe und relativen Flächendeckung der abgebildeten Strukturen definieren ließen. Anhand dieser Versuchsfilme sollte untersucht werden, in welchem Ausmaß der Flächenanteil der schwarzen Fleckung die kategoriale Zuordnung einer zweidimensionalen optischen Attrappe zum Beutegreifer-Schema beeinflusst. Der Auswahl des Attrappenmusters wurden die Grundfarbe und die Anzahl der schwarzen Flecken auf einer Körperlängsseite einer südamerikanischen Raubkatze (*Leopardus pardalis*) zugrunde gelegt. Die graphischen Muster bestanden aus einer geometrischen Anordnung von 60 kreisrunden schwarzen Flecken auf einer gelben Grundfläche (Normacolor Farbpapier 022106), deren Ausdehnung dem Bild-

ausschnitt entsprach. Die Flecken waren symmetrisch und in gleichen Abständen zueinander formatfüllend über den Bildausschnitt verteilt, so daß übergeordnete Strukturen, z.B. durch Anhäufungen oder Überlappungen der Flecken, vermieden wurden.

In 7 Attrappenmustern wurde der Durchmesser der Kreisflecken abgestuft variiert, wodurch der Flächenanteil der Muster $1/2$, 1, 2, 20, 50, 80 oder 90 Prozent der gelben Grundfläche ausmachte. 2 Attrappen zeigten die Grundfläche allein (0 %) bzw. eine durchgehend schwarze Fläche (100 %). Die Reizmuster bewegten sich in der Filmprojektion über einen grünen Bildhintergrund (Normacolor Farbpapier 022167) mit einer gleichmäßigen Geschwindigkeit von 0,33 m/sec horizontal durch den Bildausschnitt. Dies entsprach einer Expositionszeit von 5 Sekunden. Als Referenzreiz diente die Farbfilmaufnahme einer gefleckten Raubkatze, die formatfüllend, also annähernd im natürlichen Größenmaßstab mit gleicher Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung durch den Bildausschnitt lief (Film 1).

Für Kontrollexperimente wurde ein Film vorbereitet, der 30 Sekunden lang die grüne Hintergrundfläche zeigte. Die Projektionstechnik entsprach dem unter Abschnitt 4.2 beschriebenen Verfahren. Die Verhaltensreaktionen der Versuchsgruppe (Abb. 3, Kamera 1) wurden über ein Kameramischpult und einen Zeitcoder synchron mit der Videoaufzeichnung der Reizprojektion (Kamera 2) videographiert. Vokalisationen der Vt wurden auf eine Tonspur des Videorekorders, das Sprechprotokoll mit der Vt-individuellen Ansage auf die zweite Tonspur aufgenommen. Bei der anschließenden Video-Auswertung wurden reizabhängig

auf tretende Verhaltensweisen von 5 adulten Wildfang-Vt ("Fokus-tiere") nach Häufigkeit und Dauern erfaßt.

Die Versuche fanden stets abends statt, im Sommer zwischen 19.00 und 21.30 Uhr, im Winter zwischen 16 Uhr und 18.30 Uhr. Eine Stunde vor Versuchsbeginn wurde die Dämmerbeleuchtung in Käfig- und Versuchsraum eingeschaltet und der Versuchsaufbau durchgeführt. Die Helligkeitsmessung des von den Käfigwänden reflektierten Lichts ergab im Deckenbereich 6 Lux, im Bereich des Klettergerüsts in der Käfigmitte 3,5 bis 4 Lux, im Bodenbereich 2 Lux. Das von der unbeleuchteten Leinwand reflektierte Licht entsprach 2 Lux, während der Filmprojektion des grünen Vorspanns 12 Lux, der gelben Grundfarbe 14 Lux, im Bereich schwarzer Musteranteile 2,5 Lux.

An die verringerte Versuchsbeleuchtung im Beobachtungsraum waren die Vt durch die tägliche Dämmerlichtschaltung ab 16 Uhr bzw. 19.00 Uhr gewöhnt. Versuche fanden in einer neutralen Situation und in einem normal aktiven Verhaltenskontext statt; d.h., es wurde sichergestellt, daß während mindestens einer Stunde vor Versuchsbeginn keine massiven Beunruhigungen der Vt-Gruppe durch alarmierende oder störende Außenreize, oder Kämpfe zwischen Gruppenmitgliedern, stattgefunden hatten. Als Bestandteil der täglichen Fütterroutine erhielt die Vt-Gruppe 10 bis 15 Minuten vor dem Versuch eine kleine Menge von Sonnenblumenkernen. Das mäßig attraktive, auf dem Käfigboden ausgestreute Futter regte die Vt motorisch an und veranlaßte sie, sich für 15 bis 20 Minuten hauptsächlich im Bodenbereich aufzuhalten. Nach einer 10-minütigen Vorbeo-

bachtung begann 2 Minuten vor Reizgabe die Videoaufzeichnung. Schließen in diesem Zeitraum mehrere Tiere ein, oder fanden stark aggressive Interaktionen statt, wurde der Versuch verschoben.

Das Filmexperiment selbst lief nach einem festen Zeitschema ab: 20 Sekunden grüner Vorspann, 5 Sekunden Reizdurchlauf, 20 Sekunden grüner Nachspann. Die anschließend videographierte Beobachtungsdauer richtete sich nach dem Ablauf der Gruppenreaktion, sie lag in der Regel zwischen 5 und 15 Minuten. In wechselnder Reihenfolge wurden an einem Versuchstag maximal 3 Reizfilme geboten, von denen mindestens eine Vorführung den Kontrollfilm zeigte und maximal 1 Film Alarmverhalten auslöste. Insgesamt wurde jeder Attrappentyp 10 Mal je Vt-Gruppe vorgeführt. In Gruppe 1 begann die Versuchsreihe mit dem 0 % Schema, gefolgt von Reizmustern mit stufenweiser Erhöhung des Schwarzanteils; in Gruppe 2 wurde zuerst das 100 % Schema geboten, gefolgt von Mustern mit niedrigerem Flächenprozentanteil des Fleckenmusters. Die erste Präsentation der natürlichen Raubkatze erfolgte im 10. Filmexperiment.

Ergebnisse

Beide Vt-Gruppen zeigten übereinstimmende Zuordnungen der unterschiedlichen Attrappenmuster zum Beutegreifer-Schema oder zu einer indifferenten Reizsituation. Die gelbe Grundfläche der Attrappe 0 %, die Attrappen 0,5 % und 100 % sowie der Kontrollfilm wurden visuell stark beachtet, setzten aber keine auffallenden Änderungen des motorischen Verhaltens in Gang. Bei Vorführung der Attrappen mit einem und mit 90 Flächenprozent

des Musters äußerten adulte Weibchen der Vt-Gruppe 2 in zwei bzw. drei Fällen Keckern. Einzelne Gruppenmitglieder zeigten dabei eine erhöhte lokomotorische Aktivität; außer kurzen Sprüngen am Boden oder zu benachbarten Sitzstangen war jedoch keine nach oben gerichtete Fluchttendenz zu erkennen. Im 1. und im 3. Experiment mit dem 1 % Muster waren in derselben Vt-Gruppe 3 bzw. 5 leise Bell-Laute des "Kakeltyps" (vgl. Abb. 14) zu hören, die Mehrzahl der Vt sprang für wenige Sekunden vom Boden auf die unteren und mittleren Sprossen des Klettergerüsts.

Die Attrappenmuster mit 2, 20, 50 und 80 Prozent Flächendeckung der schwarzen Fleckung lösten in nahezu allen Versuchen das arttypische, gegen terrestrische Beutegreifer gerichtete Alarmverhalten mit Bellvokalisation und nach oben gerichteter Flucht aus. Alarmpieps wurden in keinem Fall geäußert. In Vt-Gruppe 1 fiel die Alarmierung beim 2 % Muster in 2 Versuchen, beim 80 % Muster in einem Versuch aus. Die auf die Flucht folgende mobbing-Phase der Verhaltensreaktion war bei den Mustern mit 2% und 80 % in beiden Vt-Gruppen von vergleichsweise kurzer Dauer. In Abb. 5 sind die über 10 Versuche je Muster und Vt-gruppe gemittelten Alarmierungsdauern abgebildet. Die Anzahl der in einem Versuch geäußerten Bellvokalisationen ließ sich in vielen Fällen nicht exakt auszählen, da in den ersten 10 bis 30 Sekunden nach Reizprojektion oft die Mehrzahl der Gruppenmitglieder gleichzeitig in rascher Folge vokalisierte. Bei dem 2 % und 80 % Muster lag die Anzahl zwischen 6 und 30, bei den Mustern mit 20 % und 50 % zwischen 35 und mehr als 80 Bell-Lauten. In einigen Filmprojektionen der Raubkatze wurde in Vt-

Gruppe 1 bis zu 90 Mal, in Vt-Gruppe 2 bis zu ca. 105 Mal gebellt. In Tabelle 11 sind weitere Angaben zum Reaktionsverlauf in beiden Gruppen zusammengefaßt.

Im Verlauf der Versuchsserie führte die wiederholte Präsentation der Attrappenmuster zu keiner Habituation. Vielmehr lagen die Alarmierungsdauern in den letzten Experimenten bei mehreren Mustern deutlich über dem Durchschnitt. In diesem Zeitraum waren in beiden Gruppen Geburten erfolgt bzw. noch unselbständige Jungtiere vorhanden.

Tab.11: Alarmierung durch Reizkonfigurationen eines Beutegreifer-Schemas

Attr.- Muster (%)	Fleck.- Ø (mm)	Anzahl		Dauer der Alarmierung (Sek.):					
		Alarm-R.		minimal		maximal		Durchschnitt	
		1	2	1	2	1	2	1	2
0	-	0	0	-	-	-	-	-	-
0,5	7	0	0	-	-	-	-	-	-
1	9	0	2	-	4	-	12,5	-	-
2	14	8	10	16,2	25,8	40,8	78,7	25,2	46,7
20	55	10	10	61	128	248	287	137	189
50	80	10	10	65,1	69,8	233	254	118	151,8
80	110	9	10	20,3	31	77	79,7	33,7	47
90	120	0	0	-	-	-	-	-	-
100	-	0	0	-	-	-	-	-	-
R.katze	-	10	10	167	188	395	403	268	284,1

Zu Tab. 11 : Attr.-Muster= Attrappen-Muster; % = Flächenanteil der Fleckung; R.katze= Raubkatze; Fleck.-Ø= Durchmesser der schwarzen Kreisflecken; Anzahl Alarm-R.= Anzahl der Alarmreaktionen in je 10 Versuchen;
1,2 = Bezeichnung der Untersuchungsgruppen.

Hinsichtlich individueller Verhaltensreaktionen war bei beiden Vt-Gruppen in der Mehrzahl der Experimente auffällig, daß die Alarmierung am Beginn der Reizpräsentation durch Bellvokalisationen des Männchens in Gang gesetzt wurde. Während der Flucht unter die Käfigdecke begannen auch andere Gruppenmitglieder mit Bellvokalisationen. Auch wenn weibliche Gruppenmitglieder den Reiz zuerst wahrgenommen und einige Bell-Laute geäußert hatten, setzte häufig die geschlossene Flucht der Gruppe erst nach den ersten Bellvokalisationen des Männchens ein.

Die Dauer der während der anschließenden mobbing-Phase von Weibchen geäußerten Bellserien übertraf häufig die des Männchens. Als einziges Gruppenmitglied zeigten die Männchen im Verlauf des mobbing öfters Senkrechtsprünge ("Imponiersprünge") und sog. Wutrütteln an beweglichen Gegenständen (Ploog et al., 1967; Hopf, 1972), wobei sie sich stets als erste vom Deckenbereich des Käfigs wieder bis zur Mitte des Kletterbaums herabbewegten. Wenn ein Männchen die Alarmhandlungen beendet hatte und an den Boden zur Futterschale zurückkehrte, stellten auch die Weibchen und subadulten Tiere in der Regel die Bellvokalisationen bald ein, verblieben aber meist noch einige Zeit zusammengedrängt am Deckengitter des Käfigs. Durchschnittlich war die Reaktionsdauer des Männchens in Vt-Gruppe 1 um 37,4%, in Vt-Gruppe 2 um 43,8% kürzer als die der weiblichen Fokustiere. Jungtiere bis zum Alter von etwa 2 Jahren beteiligten sich nicht aktiv am Alarmverhalten; sie klammerten sich während des Alarms am Rücken eines Weibchens fest.

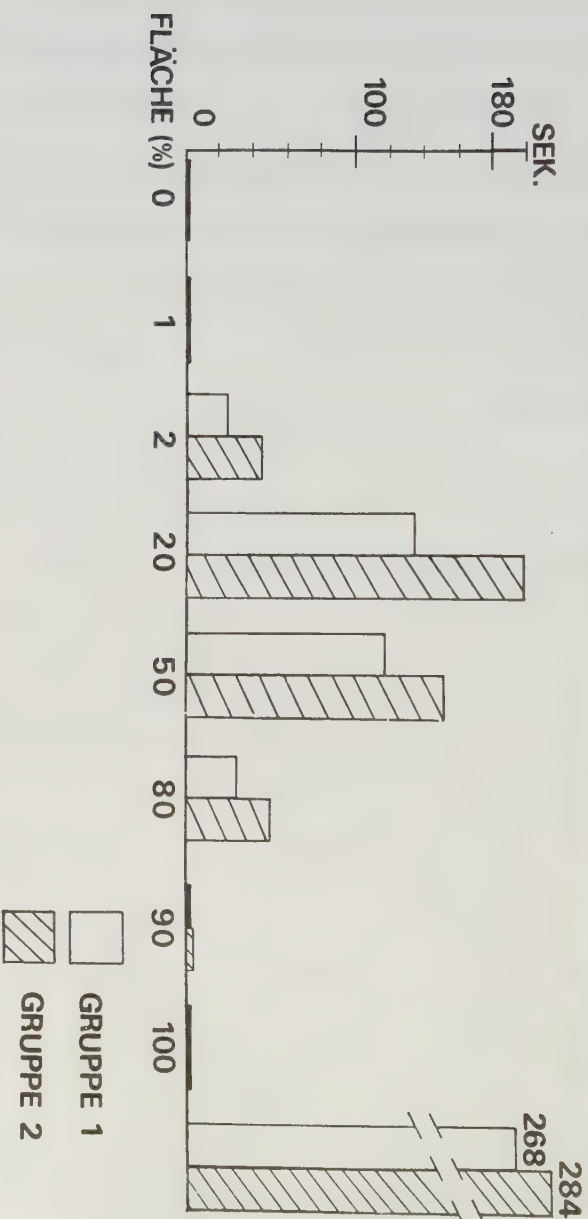
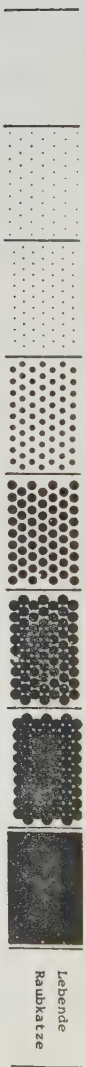


Abb. 5: Durchschnittliche Dauer des Alarmverhaltens, das in Experiment 4.4 durch Projektion normierter Punktaster hervorgerufen wurde. Abszisse: Prozentanteil des schwarzen Punktusters an der Gesamtfläche des Reizschemas. SEK. = Sekunden.
 (Der Punktaster mit 0,5% Flächenanteil ist in der Abbildung nicht berücksichtigt.)
 Für den Unterschied der Dauer-Werte von 2% versus 20%, 50% sowie 80% versus 20%, 50% ist $p \leq 0.01$.

4.4.2 Flugfeindschema

Zu einer weitergehenden Untersuchung zur visuellen Verarbeitung der Bewegungskomponente der in Abschnitt 4.2 beschriebenen Flugfeindreize Film Nr. 16, 17 (Raubvogelsilhouette) und 19 (Kreisscheibe) an den Vt-Gruppen 1 und 2 wurde ein modifizierter Versuchsaufbau entwickelt (Abb. 6). Zur Vergrößerung des Streckenwinkels (Schleidt, 1961), den die projizierten Reizmuster im Blickfeld der Vt zurücklegen konnten, wurde eine 3 m breite und 1,2 m hohe halbtransparente Leinwand in ca. 1 m Entfernung vor die Frontglasscheibe der Käfige montiert. Die horizontale Bewegungsgeschwindigkeit beider Reizmuster wurde stufenweise verändert und in zufälliger Reihenfolge in Rückprojektion in einem Projektionsfeld von 2 m Breite und 1,1 m Höhe geboten.

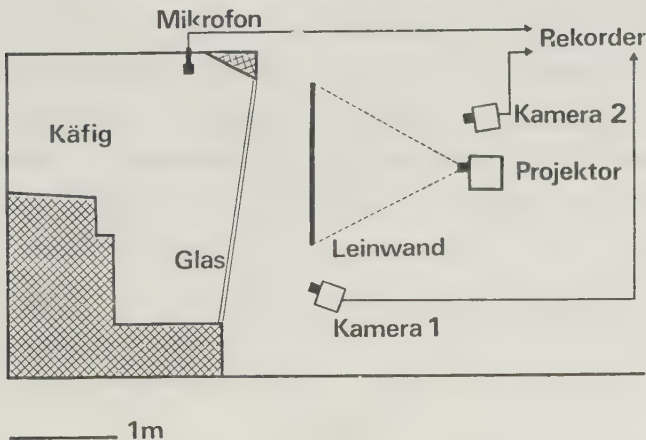


Abb. 6: Versuchsanordnung zur Projektion der Flugfeindschemata. Kamera 1 videografiert das Verhalten der Affengruppe, Kamera 2 die Reizprojektion.

Entsprechend den hohen Fluggeschwindigkeiten, die natürliche Raubvögel erreichen, konnte die Reizprojektion in diesem Versuch wegen der begrenzten Bildphasenfrequenz nicht mit dem Filmprojektor erfolgen. Daher wurde ein Reizprojektionsgerät auf der Grundlage eines Leitz Prado Diaprojektors (mit Colorplan-Objektiv 1:2,5; Brennweite 90 mm) konstruiert, bei dem die Reizattrappen mit normierter Geschwindigkeit durch das Projektionslicht zwischen Kondensor und Objektiv bewegt wurden. Der elektromotorische Antrieb der Attrappen ließ sich, bedingt durch einen großen Regelbereich der Motördrehzahl und eine hohe Getriebeuntersetzung, über einen Spannungsregler (Herastat ER 1000) bis auf $\pm 2\%$ exakt steuern. Die Beleuchtungsverhältnisse in den Käfigen entsprachen den in Abschnitt 4.4.1 beschriebenen. Die Helligkeit der Projektionsfläche betrug 62 Lux im Randbereich und 65 Lux im Zentrum; die als Schattenriß projizierten Attrappenflächen reflektierten 2,5 - 3,5 Lux. Beide Attrappen hatten, bezogen auf die Bewegungsrichtung, die gleiche Objektlänge von 45 cm und legten bei einem Durchlauf durch die Projektionsfläche eine Strecke von 2 m zurück. Damit entsprach die Attrappenlänge einem Raum- bzw. Längenwinkel von 13 Grad, die Bewegungsstrecke (Flugstrecke) einem Streckenwinkel von 60 Grad, berechnet für das Blickfeld eines Vt, das zum Zeitpunkt der Projektion die übliche Position im Bodenbereich, nahe der Futterschale, eingenommen hatte. Wie unter 4.4.1 erläutert, erfolgte vor Versuchsbeginn eine zusätzliche Futtergabe.

In der Regel wurde täglich nur eine Alarmreaktion experimentell ausgelöst, auf jede Projektion eines Attrappenreizes folgte im

gleichen Zeitabstand mindestens ein Kontrollversuch; hierbei wurde nach den routinemäßigen Versuchsvorbereitungen lediglich die leere Projektionsfläche geboten. Die "kritischen" Versuche wurden, wie in Abschnitt 4.4.1 beschrieben, videographiert und protokolliert. Während der 2-minütigen Vorbeobachtung wurde die Position der 5 Fokustiere individuell angesagt, um den Verlauf der raschen Fluchtbewegungen der Vt bei der Auswertung auf dem Videoschirm verfolgen zu können. Jede der 7 Geschwindigkeitsstufen wurde jeder Vt-Gruppe in 10 Experimenten geboten.

Ergebnisse

Die reizabhängigen Verhaltensreaktionen beider Vt-Gruppen stimmten weitgehend überein: Die statischen Attrappen (Geschwindigkeit: 0 m/sec) wurden visuell wenig beachtet. Die mit 0,4 m/sec bewegten Attrappen erhöhten die visuelle Aufmerksamkeit stark, die Attrappen wurden mit dem Blick verfolgt, und die lokomotorische Aktivität der Gruppe erhöhte sich sprunghaft, gelegentlich begleitet von Kecker-Lauten. Nach dem Reizdurchlauf sicherten einzelne Vt, vor allem adulte Weibchen, noch einige Sekunden, d.h., sie beobachteten den oberen Käfigbereich und die Leinwand.

Die Geschwindigkeitsstufen von 1,33 m/sec bis 20 m/sec lösten in nahezu allen Fällen Alarmpiep-Vokalisationen und das für Flugfeindalarm typische Fluchtverhalten aus (Abb. 7).

In Vt-Gruppe 1 fiel die Alarmierung bei der Geschwindigkeit 20 m/sec der Vogelattrappe 2 Mal, bei der Kreisscheibe 1 Mal aus. Zwischen Erscheinen des Reizes und Fluchtbeginn lagen in der Regel 200 bis 300 Millisekunden.

Der Zeitverlauf der Alarmreaktionen ließ sich entsprechend der in Abb. 1, S. 35 schematisch dargestellten Verlaufsstruktur eindeutig erfassen, da das Ende der Alarmierung stets durch bestimmte Bewegungsmuster der Vt gekennzeichnet war (vgl. 4.1). Durchschnittlich waren die Alarmreaktionen bei der Kreisscheibe kürzer als bei den entsprechenden Geschwindigkeitsstufen der Vogelattrappe, in Vt-Gruppe 1 um 43,0 %, in Vt-Gruppe 2 um 20,9 %. Für den Unterschied der Reaktionsdauern war bei Vt-Gruppe 1 $p \leq 0,05$ bei 1,33 und 8 m/sec, bei Vt-Gruppe 2 $p \leq 0,05$ bei 1,33 m/sec. Bei Vt-Gruppe 1 war die Alarmierungsdauer in Abhängigkeit von den Geschwindigkeitsstufen deutlich gestaffelt, mit einem Maximum bei 4 m/sec (für den Unterschied zur Geschwindigkeit 1,33 bzw. 20 m/sec: $p \leq 0,01$). Dagegen zeigte Vt-Gruppe 2 durchgehend stark ausgeprägte Alarmreaktionen mit einer vergleichsweise gleichmäßigen Verteilung auf beide Attrappenformen.

Während die 4 weiblichen Fokustiere in beiden Gruppen ähnliche Alarmierungsdauern aufwiesen, zeigten die Männchen deutlich kürzere Alarmreaktionen. Im Durchschnitt war die Alarmierung des Männchens Q in Gruppe 1 um 66 % ($p \leq 0,01$), des Männchens D in Gruppe 2 um 78 % ($p \leq 0,01$) kürzer als die der 4 weiblichen Fokustiere im Mittel.

In Abb. 12 sind Beispiele für die experimentell ausgelösten Alarmpiep-Vokalisationen sonographisch dargestellt (Erläuterung siehe auch ab S. 70).

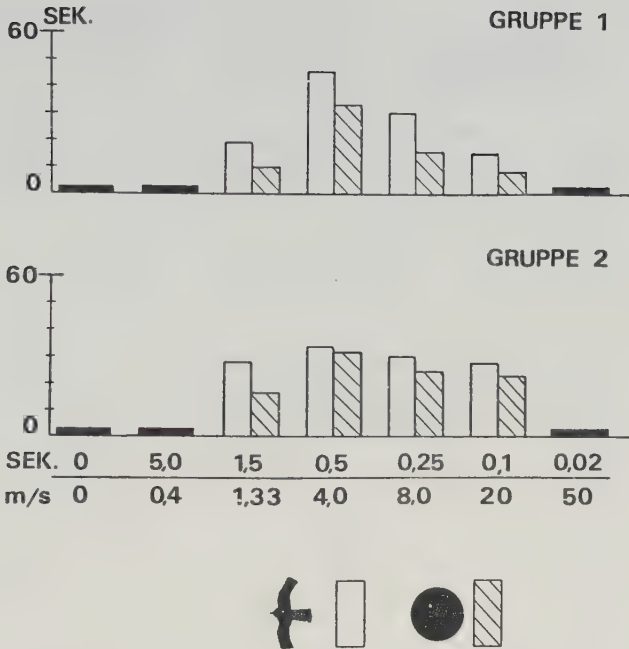


Abb. 7: Durchschnittliche Dauer des Flugfeindalarms, der in Experiment 4.4.2 durch unterschiedlich rasch horizontal bewegte Reizschemata ausgelöst wurde. Abszisse: obere Zeile= Dauer eines Reizdurchlaufs in Sekunden; untere Zeile= Angabe der entsprechenden Geschwindigkeit in Metern pro Sekunde. SEK= Sekunden.

Zur Eingrenzung und näheren Beschreibung weiterer Reizparameter des Flugfeindschemas wurden eine Reihe von Konfigurationen der Vogelattrappe (im weiteren abgekürzt: V1) und der Kreisscheibe (K1) untersucht. Die Reizmuster wurden unter den gleichen Raumverhältnissen und mit derselben Projektionstechnik jeder Vt-Gruppe in je 3 bzw. 5 Experimenten geboten. In Tabelle 12 sind Angaben der jeweils veränderten Reizparameter und die Anzahl der durch sie ausgelösten Alarmierungen, mit Alarmpiep und entsprechendem Fluchtverhalten, aufgeführt.

Tab.12: Beschreibung von untersuchten Reizkonfigurationen des
Flugfeindschemas

Bez.	Strukturkomponente	Bw.k.	n	A.A1.	
Rk.		(m/sec)		G1	G2
	S e i t e n o r i e n t i e r u n g :				
V2	wie V1 (Vogel), seitenverkehrt bezüglich Bewegungsrichtung	4	3	3	3
	K o n t r a s t v e r t e i l u n g :				
V3a	wie V1, mit Kontrastumkehrung: weiße Vogelsilhouette mit 65 Lux vor dunklem Hintergrund mit 3 Lux	0	3	0	0
V3b	dito	0,4	3	0	0
V3c	dito	1,3	3	3	3
V3d	dito	4	3	3	3
V3e	dito	8	3	3	3
V3f	dito	20	3	2	3
V3g	dito	50	5	0	0
	K o n t r a s t a b h ä n g i g k e i t b e i d u n k l e m O b j e k t :				
V4a	wie V1, mit Kontrastverringerng: dunkle Vogelsilhouette mit 3 Lux vor hellem Hintergrund mit 4 Lux	4	5	0	0
V4b	wie V4a, Hintergrund mit 5 Lux	4	5	0	1
V4c	wie V4a, Hintergrund mit 6 Lux	4	3	2	3
V5a	wie V1, mit Kontrastverringerng: dunkle Vogelsilhouette mit 48 Lux vor hellem Hintergrund mit 50 Lux	4	5	0	0
V5b	wie V5a, Vogel mit 47 Lux	4	5	1	2
V5c	wie V5a, Vogel mit 46 Lux	4	3	3	3
	K o n t r a s t a b h ä n g i g k e i t b e i h e l l e m O b j e k t :				
K2a	wie K1 (Kreisscheibe, Ø 45 cm), mit Kontrastumkehrung und -Verringerung: helle Kreisscheibe mit 4 Lux vor dunklem Hintergrund mit 3 Lux	4	5	0	0

Bez. Rk.	Strukturkomponente	Bw.k. (m/sec)	n	A.Al. G1 G2	
K2b	wie K2a, helle Kreisscheibe mit 5 Lux	4	5	0	0
K2c	wie K2a, helle Kreisscheibe mit 6 Lux	4	3	2	3
K3a	wie K2a, helle Kreisscheibe mit 52 Lux vor dunklem Hintergrund mit 50 Lux	4	5	0	0
K3b	wie K3a, Kreisscheibe mit 53 Lux	4	3	1	2
K3c	wie K3a, Kreisscheibe mit 54 Lux	4	3	3	3
Größ en a b h ä n g i g k e i t :					
K4a	wie K1 (Kreisscheibe, Ø 45 cm), mit Kontrastumkehrung: helle Kreisscheibe mit 65 Lux vor dunklem Hintergrund mit 3 Lux	4	3	3	3
K4b	wie K4a, Kreisdurchmesser 10 cm	4	3	3	3
K4c	wie K4a, " 5 cm	4	5	3	2
K4d	wie K4a, " 3 cm	4	5	0	1

Zu Tab. 12: Bez.Rk.= Bezeichnung der Reizkonfiguration;
 Bw.k.= Bewegungskomponente des Reizmusters;
 n= Anzahl der Versuche je Gruppe;
 A.Al.= Anzahl aufgetretener Alarmpiep-Reaktionen mit
 Flucht; G1,G2= Bezeichnung der Versuchsgruppe;
 Ø = Durchmesser; V= Vogelmuster; K= Kreisscheibe.

Die Experimente mit der Reizkonfiguration V3d wurden videographiert und hinsichtlich der Dauer der motorischen Verhaltensreaktionen ausgewertet. Die Alarmierungsdauern lagen bei dem weißen Raubvogelmuster mit den Werten 44,5 , 34,8 , 38,6 ($\bar{x}$ = 39,3) Sekunden bei Vt-Gruppe 1 und 52,2 , 50,1 , 43,2 ($\bar{x}$ = 48,5) Sek. bei Vt-Gruppe 2 durchweg im Bereich des Ausgangsmusters mit positiver Kontrastverteilung (vgl. Abb. 7).

Außerdem wurde das in Abschnitt 4.4.1 beschriebene Raubkatzen-Attrappenmuster mit einer Flächendeckung der schwarzen Kreisflecken von 20 % in der Projektionstechnik der Versuchsanordnung in 4.4.2

beiden Vt-Gruppen vorgeführt. Anstelle der gelben Grundfarbe wurde hierbei ein weißer Hintergrund verwendet. Das Muster wurde je 5 Mal mit den Geschwindigkeitsstufen 4 m/sec, 1,33 m/sec, 0,4 m/sec und statisch (0 m/sec) geboten. In Abhängigkeit von der Bewegungsgeschwindigkeit löste das Muster entweder Alarmpieps oder Bellalarm aus. Bei 1,33 m/sec traten beide Warnlaute in rascher Folge nacheinander auf, in allen Fällen zuerst der Alarmpiep. Tabelle 13 gibt eine Übersicht über die vokalen Verhaltensreaktionen.

Tab. 13: Warnlautäußerung in Abhängigkeit von der horizontalen Bewegungsgeschwindigkeit eines Raubkatzenschemas
(5 Versuche je Bedingung)

Bew.komp. (m/sec)	Vt- Gruppe	Anzahl Versuche mit Auftreten von:		
		Alarmpiep	Bellen	Alarmpiep und Bellen
4	1	5	-	-
	2	5	-	-
1,33	1	2	-	3
	2	-	-	5
0,4	1	-	4	-
	2	-	5	-
0	1	-	3	-
	2	-	5	-

Zu Tab. 13: Bew.komp.= Bewegungskomponente

4.5 Lautmaterial aus dem Untersuchungstierbestand

Aus dem Untersuchungstierbestand wurde umfangreiches Lautmaterial auf Tonband aufgenommen und archiviert. Anhand von mehr als 800 Sonagrammen von Warnlauten wurden charakteristische Frequenz-Zeit-Verläufe von Alarmpieps und Bell-Lauten ermittelt, die in einem bestimmten, meist experimentell vorgegebenen Reizkontext auftraten. Zur Laut-Beschreibung wurden stichprobenweise auch Spektrogramme des Amplituden-Zeit-Verlaufs oder des frequenzabhängigen Energiespektrums herangezogen, soweit das Lautmaterial im Schallraum aufgenommen worden war.

Alarmpieps wurden durch eine rasch bewegte Vogelattrappe aus schwarzem Karton oder durch rasches Schwenken eines schwarzen Tuches in 1 bis 2 m Entfernung der Käfigfrontseite ausgelöst. Bellvokalisationen ließen sich mit einem Schlangenmodell oder mit einer gefleckten Stoffkatze in Gang setzen. Bei Vt-Gruppe 1 und 2 wurden diejenigen Laute spektrographiert, die im Verlauf von Projektionsexperimenten mit vergleichbaren zweidimensionalen Reizen aufgetreten waren.

In Abbildung 8 ist eine Alarmpiep-Serie im natürlichen Zeitverlauf dargestellt, die in Vt-Gruppe R durch 2 niedrig über den Käfig fliegende Krähen ausgelöst wurde. Die Frequenzstruktur von Alarmpieps ist durch eine große Variabilität gekennzeichnet, sowohl hinsichtlich der Lage des Frequenzmaximums, des Frequenzumfangs des ansteigenden und absteigenden Lautanteils, als auch der Dauer (Winter et al., 1966). Auffallend in der abgebildeten Lautserie ist die ungewöhnliche

Frequenzmodulation des 3. Lautes, die sich keiner der bisher in der Literatur beschriebenen Gruppen von Pieplauttypen eindeutig zuordnen läßt (Winter, 1969a; Schott, 1975). Derartig strukturierte Piep-Laute im Frequenzbereich zwischen 11 kHz und 16 kHz traten häufig im Zusammenhang mit Alarmpiepvokalisationen auf, z.B. bei Alarmierung durch rasch bewegte Schattenprojektionen in Versuchsabschnitt 4.4.2. Abbildung 9 zeigt die vokale Reaktion von Vt-Gruppe 1 in Versuch Nr. 118 auf ein mit 4 m/sec bewegtes Kreisschema, die heftiges Fluchtverhalten einleitete.

In Abbildung 10 ist der Frequenzverlauf (unten) und der Amplitudenverlauf (oben) von 7 Pieplautvarianten aufgeführt, die in allen Vt-Gruppen bei Alarmierung durch rasch bewegte Objekte auftraten. Alle Lautmuster wurden im Verlauf einer Alarmierung geäußert, deren Ablauf der Flugfeindreaktion entsprach. Während sich die Laute Nr. 1 bis Nr. 6 ihrem Frequenzverlauf nach der Lautgruppe der Alarmpieps zuordnen lassen, ähnelt Laut Nr. 7 eher einer Gruppe von ebenfalls hochfrequenten, aber nur schwach frequenzmodulierten Pieplauten (Schott, 1975). Derartige Pieplaute wurden in den Vt-Gruppen 1 und 2 häufig bei Schreckreaktionen in einem wenig spezifischen Reizkontext geäußert, z.B. bei plötzlichen Störgeräuschen außerhalb des Käfigs. Die Lautdauer lag zwischen 0,1 und 0,6 Sekunden. Ein Beispiel dieses Vokalisationstyps ist in Abbildung 11 mit der Bezeichnung LP H 65 dargestellt.

Abbildung 12 zeigt eine Reihe von Alarmpieps bzw. Alarmpiepserien, die mit einer projizierten Flugfeindattrappe oder einem Vergleichsreiz in Versuchsabschnitt 4.4.2 ausgelöst wurden.

In Versuch 143 schlossen sich in kurzem Zeitabstand an einen Alarmpiep Keckerlaute mehrerer Gruppenmitglieder an. Diese Lautkombination war häufig bei schwachen Alarmierungen durch Flugfeindattrappen oder ähnliche optische Reize festzustellen. Serien von 3 oder mehr Alarmpieps wurden nur in heftigen Alarmreaktionen mit langer Alarmierungsdauer geäußert; z.B. in Vt-Gruppe 1 bei Versuch 115, als die Gruppenmitglieder nach Projektion der Kreisscheibe mit 8 m/sec eine durchschnittliche Dauer der Alarmreaktion von 35 Sekunden zeigten.

Bellvokalisationen zeigten in allen Vt-Gruppen die starke Variabilität, die bereits von verschiedenen Autoren beschrieben wurde (z.B. Winter et al., 1966). In Abbildung 13 sind Varianten von Bell-Lauten eines Individuums, Vt N, Vt-Gruppe 1, zusammengestellt, die die 3 von Schott (1975) untersuchten Komponenten der Frequenzstruktur erkennen lassen. Vokalisation Nr. 1 und 2 stellen Schrei-Bellen dar, ein geräuschhafter Lauttyp, der sich vom Lauttyp Schreien nur durch eine größere Intensität und einen abrupten Amplitudenanstieg am Beginn unterscheidet. Laut Nr. 3 und 4 weisen am Beginn die typischerweise vorhandene scharf absteigend modulierte Piepkomponente auf, die jedoch bei keinem der spektrographierten Bell-Laute den Alarmpiep ähnlichen Bogen am Beginn des Yap Typ II (Jürgens, 1979) zeigte. Laut Nr. 4 endet mit einer Kakelkomponente, enthält also alle 3 Frequenzstrukturkomponenten, aus denen Bell-Laute aufgebaut sein können. Laut Nr. 5 ist ein reines Kakelbellen, das bei Vt N regelmäßig bei Alarmierung durch eine Schlangenattrappe ausgelöst werden konnte. In Abb. 14 sind Sonagramme des 12., 13. sowie des 16. (letzten) Lautes

einer Serie von Kakelbellen aufgeführt, die Vt N bei einer Präsentation der Schlangennatterappe äußerte, und einem Kakel-Laut KA N 3 von Vt N gegenübergestellt. Kakeln ist ein Vokalisationstyp, der häufig im Verlauf mäßig aggressiver Interaktionen geäußert wurde (vgl. Winter et al., 1966; Jürgens, 1979), z.B. im Zusammenhang mit Futterstehlen oder Abweisen einer Kontaktaufnahme. Nach dem Klangeindruck wie auch nach der physikalischen Struktur unterscheidet er sich vom Kakelbellen vor allem durch das Fehlen des Plosiv-Anteils am Lautbeginn.

Keckern trat in allen Untersuchungsgruppen regelmäßig in einem stark aggressiven Verhaltenskontext auf, z.B. vor und nach Kämpfen. Lange Kecker-Serien konnten auch durch ungewohnte Umgebungsreize hervorgerufen werden, z.B. wenn eine fremde Person den Haltungskäfig betrat, oder wenn eine neue Futtersorte mit ungewöhnlichem Aussehen ausgelegt wurde.

Schrei-Pieps oder Schreie äußerten einzelne oder mehrere Gruppenmitglieder häufig unmittelbar vor oder während eines Kampfes.

Zwitschern wurde von Winter (1966) auch als Futterlaut bezeichnet; es trat typischerweise während der Fütterung oder beim Anblick von Futter in der Käfigumgebung auf.

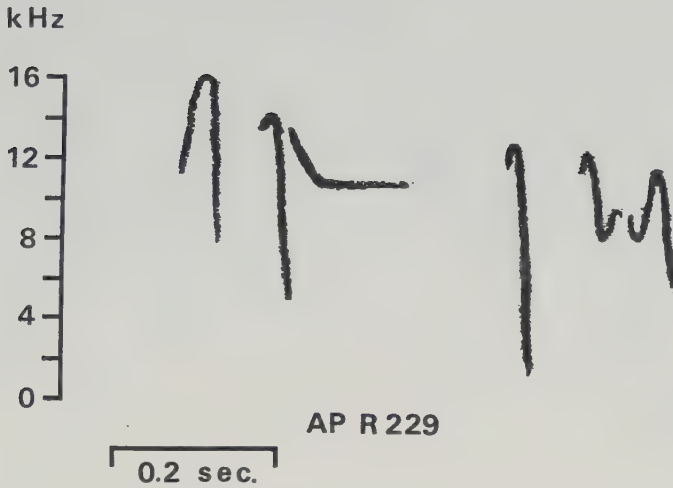


Abb. 8: Sonagramm einer Alarmpiep-Serie, die in Vt-Gruppe R bei einem natürlich ausgelösten Flugfeindalarm aufgenommen wurde.

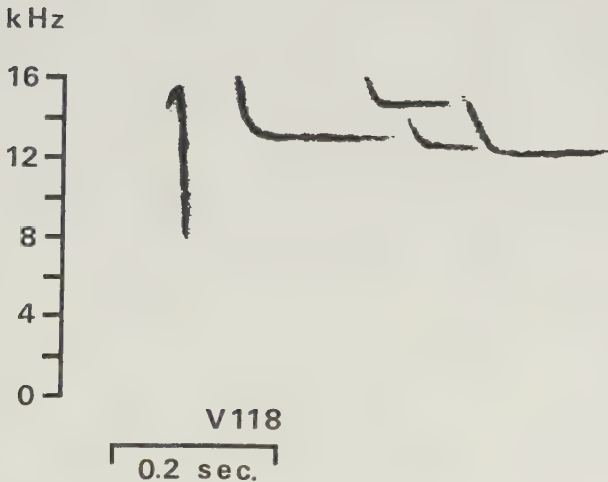


Abb. 9: Sonagramm einer Alarmpiep-Reaktion von Vt-Gruppe 1 auf ein mit 4 m/sec bewegtes Kreisschema (Experiment Nr. 118, Versuchsabschnitt 4.4.2).

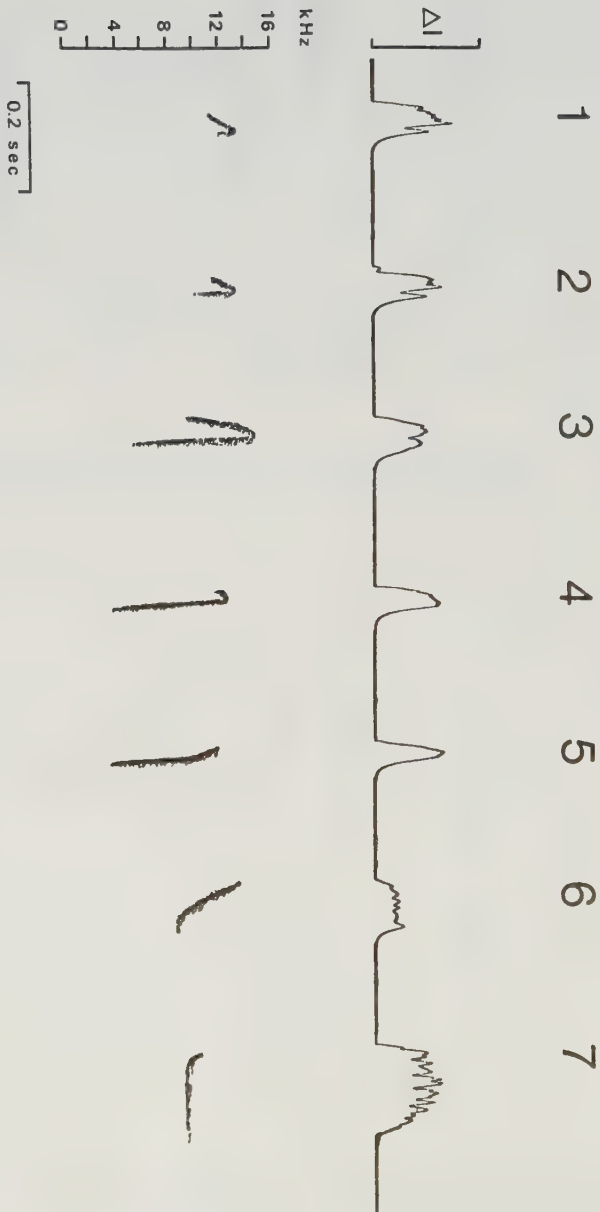


Abb. 10: 7 Alarmpiep-Varianten, die bei Alarmierung der Vt-Gruppen durch Flugfeindreize auftraten. Über jedem Sonagramm ist der Amplituden-Zeitverlauf abgebildet (Delta I = 80 dB).

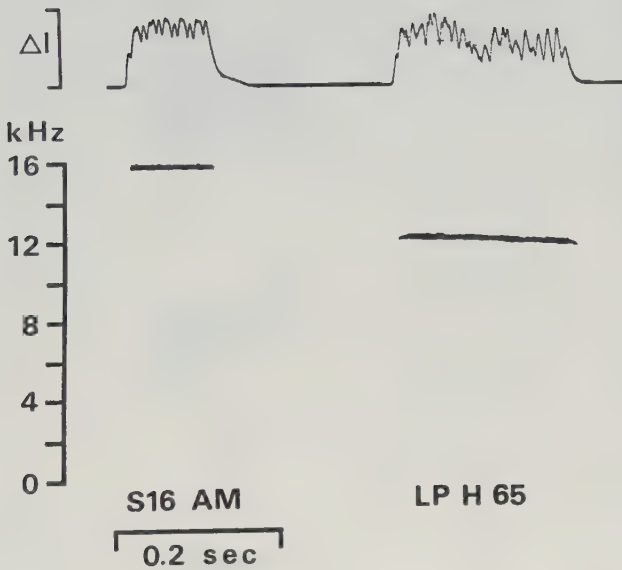


Abb. 11: Sonagramm des künstlichen Sinus-Reizlautes S16 AM mit Amplitudenmodulation (Versuchsabschnitt 4.7.2) sowie von LP H 65 als Beispiel für natürliche hochfrequente Pieplaute mit geringer Frequenzmodulation ($\Delta I = 80$ dB).

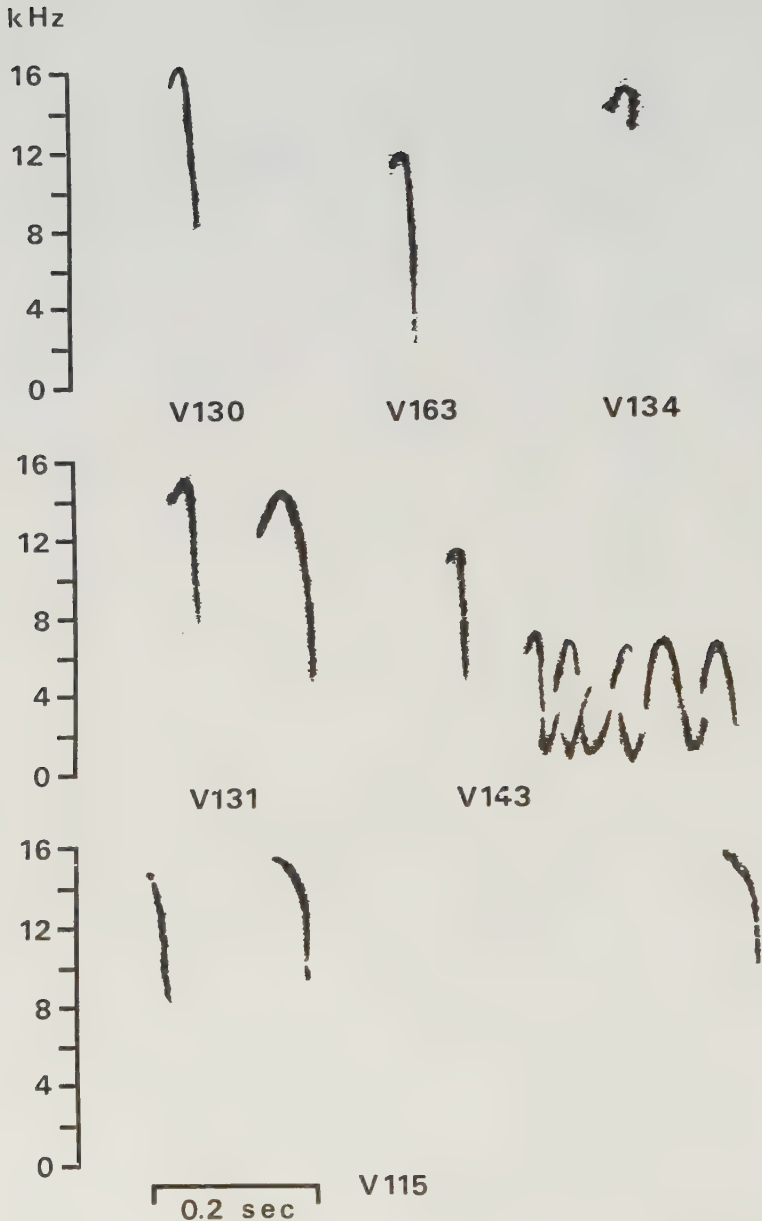


Abb. 12: Frequenz-Spektrogramme der Alarmpiep-Vokalisationen, die durch zweidimensionale Projektion von normierten Flugfeindschemata ausgelöst wurden (Versuch 4.4.2), Beispiele aus 6 Experimenten. Abk. V= Versuchsnummer.

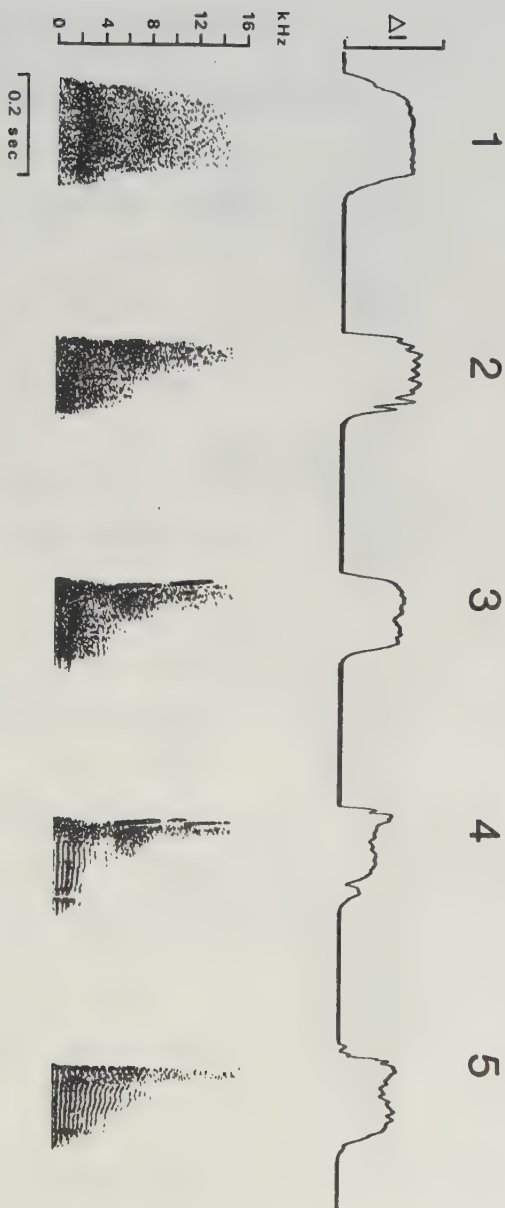


Abb. 13: 5 Bell-Lautvarianten eines Individuums aus Vt-Gruppe 1.

Oberer Reihe: Amplituden-Zeitverlauf (Delta I = 80 dB) .

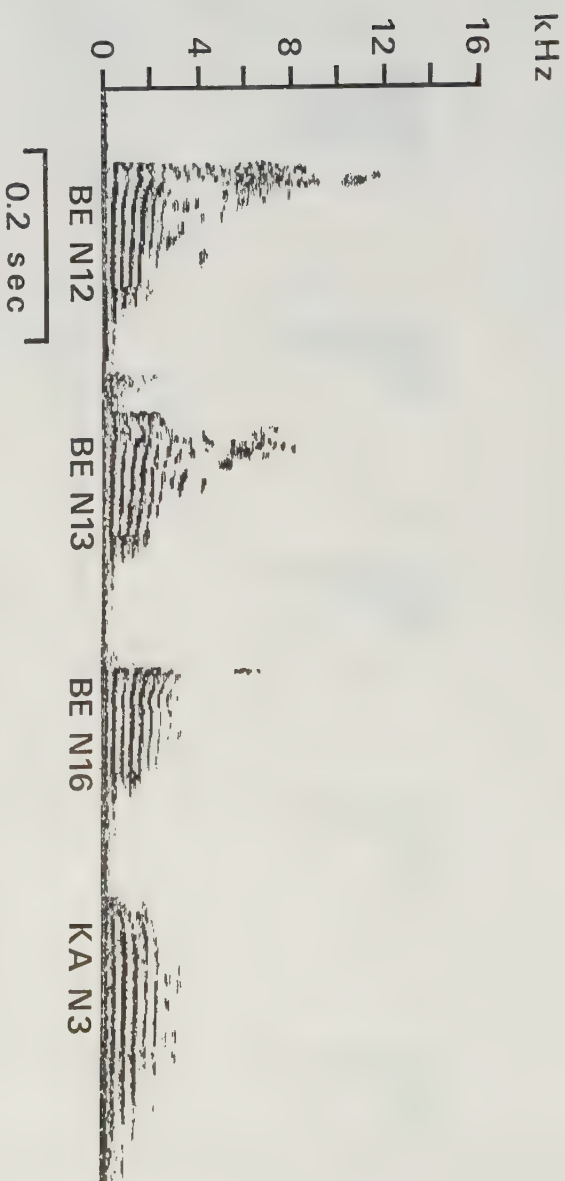


Abb. 14: Sonagramm des 12., 13. und 16. Lautes einer Bell-Serie, sowie eines Kakel-Lautes KA N3 von Vt N, Gruppe 1.

4.6 Playback Experimente mit artspezifischen Warnlauten an isoliert aufgezogenen Versuchstieren

4.6.1 Einspielung von Alarmpiep und Bellen

Die Experimente wurden im Verlauf des zweiten und dritten Lebensmonats durchgeführt. In diesem Altersabschnitt zeigten die 6 isoliert auf Muttersurrogaten aufgezogenen Vt eine art- und altersgemäße sensorische und motorische Entwicklung (vgl. Abschnitt 2.1.2). Sie verließen häufig das Mutter-surrogat für längere Zeit und explorierten lebhaft ihre Umgebung.

Die Warnlaute wurden von wildgefangenen Adulttieren der Gruppe P1 auf Tonband aufgenommen. Nach Sonagrammen wurden typische Laute ausgewählt (Abb. 15), die diese Individuen beim Anblick einer rasch bewegten Vogelattrappe bzw. einer gefleckten Stoffkatze äußerten. In den betreffenden Situationen traten bei allen Gruppenmitgliedern jeweils heftige Fluchtreaktionen auf.

Alarmpiep- und Bell-Laute wurden den 6 isolierten Vt in getrennten Versuchen im playback-Verfahren vom Tonband durch den an der Käfigdecke befestigten Breitbandlautsprecher gegeben. Die Lautstärke wurde für alle auditorischen Reize einschließlich der Kontrolltöne konstant eingestellt, entsprechend einem Schallpegel von $68 \text{ dB} \pm 2$, gemessen in 1 Meter Entfernung vom Lautsprecher. Der Bell-Laut wurde jedem Vt in 6 Versuchen geboten, bei Vt D, F und H in je 3 Versuchen mit einer 6-fachen Wiederholung des Lautes in Intervallen

von 1 bis 5 Minuten. Die Anzahl der Präsentationen des Alarmpieps wurde wegen des starken Alarmierungseffekts, und wegen der langandauernden motorischen Hemmung der Vt in der Nachreaktion, auf ein Minimum beschränkt. Bei Vt D, F und H wurde der Laut je 6 Mal, bei Vt I, J und K je 3 Mal experimentell geboten. Die Lauteinspielungen fanden statt, wenn das Vt nicht in Kontakt mit dem Surrogat war, motorisch aktiv war und keine erkennbaren Anzeichen von Streß zeigte. Zusätzlich erhielten alle Vt täglich in unregelmäßigen Zeitabständen Einspielungen von mindestens 2 anderen artspezifischen Lauttypen (Herzog und Hopf, 1983), darunter auch andere hochfrequente Pieplaute, z.B. Isolationspiep und Spielpiep (Winter, 1966), sowie von dem künstlichen Hupton KT 3 (vgl. Abb. 20).

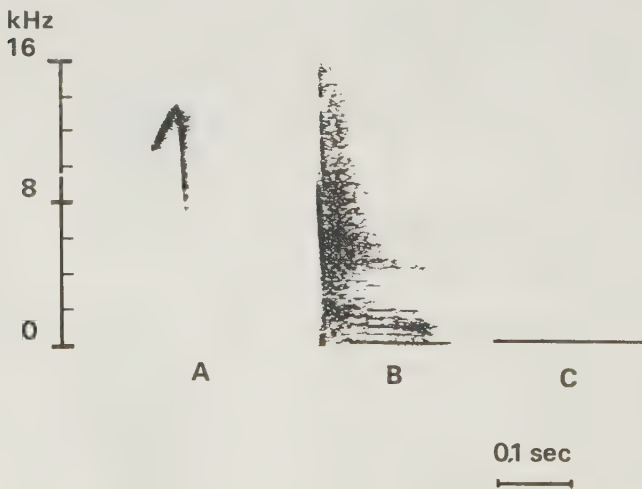


Abb. 15: Sonagramme der beiden Warnlaute Alarmpiep (A) und Bellen (B), sowie des Kontrolltons (C), die in Versuchsabschnitt 4.6 verwendet wurden.

Ergebnisse

Alle Einspielungen des Alarmpieps hatten die komplette, art-spezifische Verhaltensreaktion zur Folge: Die Vt rannten mit einer äußerst kurzen Latenz so rasch wie es ihnen möglich war, gelegentlich in etwas unkoordinierter Weise, zum Muttersurrogat, umklammerten es oder warfen sich darunter. Hier verharrten sie in angespannter Haltung für einige Sekunden bewegungslos und lautlos ("freezing"). In einigen Fällen hielt die Immobilität bis zu einer Minute an. Danach begannen die Vt, vor allem den Deckenbereich des Käfigs visuell abzusuchen. Gewöhnlich folgte darauf längeres Milchtrinken; die Vt bewegten sich oft noch einige Minuten langsam und stark angespannt, oder sie blieben noch längere Zeit fest am Muttersurrogat angeklammert. Dieses Verhaltensmuster trat ausschließlich als Reaktion auf Alarmpieps auf, es wurde niemals im Zusammenhang mit anderen Lauten, einschließlich extrem aversiver arttypischer Laute wie Schreien, oder mit künstlichen Lauten wie den Kontrolltönen C (Abb. 15) und KT 3 (Abb. 20) beobachtet.

Bei Einspielung des Warnlautes Bellen traten nur anfänglich, im ersten und zweiten Experiment, deutliche Verhaltensreaktionen auf: Die Vt schreckten zusammen, unterbrachen die laufende Aktivität und suchten zumindest bei der ersten Präsentation kurz das Muttersurrogat auf, blickten aber in vergleichsweise entspannter Haltung einige Sekunden lang im Käfig umher; gleich darauf nahmen sie wieder die ursprüngliche Aktivität auf. In den folgenden Versuchen wurde das Muttersurrogat nur noch gelegentlich aufgesucht, meist bewirkte die Lautein-

spielung nur eine kurze Unterbrechung des Spiel- oder Explorationsverhaltens. Bei der wiederholten Präsentation in Abständen von 1 bis 5 Minuten war eine motorische Reaktion der Vt nur schwach oder nicht mehr erkennbar. In keinem Fall "antworteten" die Vt mit Bellen. Es ergaben sich demnach keine Hinweise auf eine spezifische Verhaltensreaktion, die nicht auch in Zusammenhang mit Lauteinspielung anderer aversiver Vokalisationstypen zu beobachten gewesen wäre (Herzog und Hopf, 1983).

4.6.2 Verhaltensabhängige Präsentation von Bellen

Da die Verhaltensreaktionen auf Bellen recht variabel waren und rasch habituierten, wurde die erfahrungsfreie Verarbeitung dieses Warnlautes an 2 Vt mit einem dem natürlichen Reizkontext angenäherten Verfahren weitergehend untersucht. Zwei visuell leicht nach Form, Farbe und Haltung unterscheidbare Feindattrappen (Abb. 16, 17) wurden angefertigt, die bei wildgefangenen Vt in Gruppe P1 und P2 Bellen und die volle Fluchtreaktion auslösten. Die Attrappen, naturähnliche Modelle einer gefleckten Raubkatze und einer auffällig gefärbten Schlange, wurden mit einer Federhalterung passiv beweglich an einer Präsentationsschiene befestigt, so daß jede Berührung eine kurzzeitige, oszillierende Bewegung verursachte.

Im Verlauf von 3 Präsentationen explorierten die Vt beide Feindmodelle lebhaft und ohne Anzeichen von Furcht. Im Experiment dienten die Attrappen dazu, die Verhaltenszuwendung der Vt so zu fokussieren, daß der Warnlaut oder ein Kontrollton nach einem einfachen "feedback"-Schema eingespielt werden

konnte: Sobald ein Vt bei der Annäherung die Schwelle zwischen Aufzuchtskäfig und Testkasten überschritt, oder wenn es im weiteren Verlauf die Attrappe berührte, erfolgte eine Laut-einspielung durch den Lautsprecher im Muttersurrogat. In einem Experiment wurde stets nur 1 Lauttyp geboten, entweder der Bell-Laut (Abb. 15, Spektrogramm B) oder als Kontrollton ein reiner Sinuston von 500 Hz, der keinerlei Ähnlichkeit mit art-spezifischen Lauten hatte (Abb. 15, Spektrogramm C). Die Kon-trollexperimente wurden durchgeführt, um die individuelle ob-jektgerichtete Verhaltensaktivität festzustellen.



Abb. 16



Abb. 17

Abb. 16: Vt I, an das Muttersurrogat angeklammert, im Hinter-ground das mit dem Warnlaut Bellen kombinierte Modell einer Raubkatze.

Abb. 17: Vt I exploriert lebhaft die Schlangenattrappe, die in Kombination mit dem Kontrollton geboten wurde.

Bei Vt I wurde die Katzenattrappe mit Bellen kombiniert und die Schlangenattrappe mit dem Kontrollton. Bei Vt J wurde die umgekehrte Kombination der Attrappen und auditorischen Reizbedingungen verwendet. Jedes Vt erhielt die beiden individuellen Reiz-Präsentationen einmal täglich, mit einem Zeitintervall von mindestens einer Stunde. Vor jedem Versuch wurde die Aktivität des Vt in einer Vorbeobachtung von mindestens 2 Minuten Dauer festgestellt. War das Vt schläfrig oder angespannt, wurde der Versuch verschoben.

Bei Versuchsbeginn wurde die Frontscheibe des Aufzuchtskäfigs hochgezogen, wodurch das Vt Zugang zum angeschlossenen Testkasten erhielt, in dem sich die Feindattrappe befand. Unmittelbar nach Öffnen der Frontscheibe wurde der entsprechende Lautreiz einmal eingespielt; im weiteren Verlauf des Versuchs von 5 1/2 Minuten Dauer wurde der Lautreiz nach den oben beschriebenen Bedingungen verhaltensabhängig jeweils einmal geboten - unabhängig davon, wie lange der Kontakt zur Attrappe anhielt, z.B. bei einer durchgehenden Sequenz von inspiszierender oder spielerischer taktiler Zuwendung (Abb. 18).

Die 11 Experimente für jede Bedingung bei Vt I und 12 Experimente bei Vt J wurden videographiert und anschließend nach Häufigkeit und Dauer folgender Verhaltenseinheiten quantitativ ausgewertet: Blickzuwendung zur Feindattrappe (ohne Kontakt); Kontakt mit der Attrappe (jeder physische Kontakt); und Kontakt mit dem Muttersurrogat. In einem Zeitabstand von 8 Tagen nach Beendigung der Versuchsreihe wurden die Attrappen den Vt ohne Lauteinspielung in getrennten Präsentationen für jeweils 10 Minuten geboten.

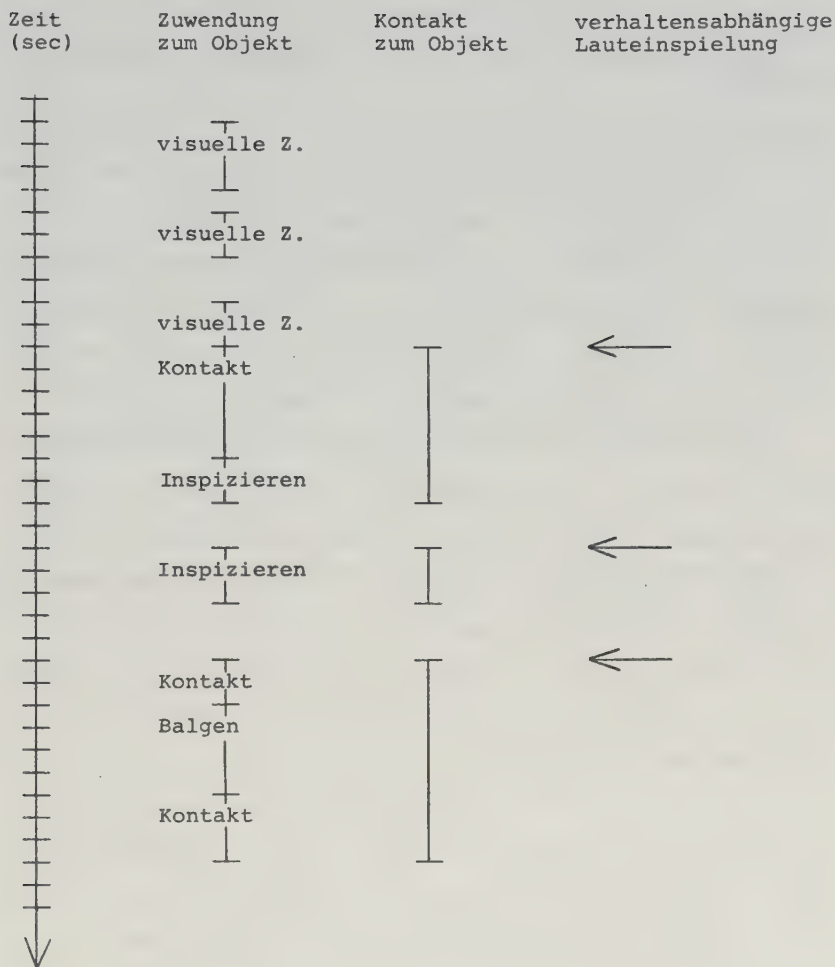


Abb. 18: Zeitschema zur verhaltensabhängigen Lauteinspielung

Erläuterung der unter "Zuwendung zum Objekt" als Beispiele aufgeführten artspezifischen Verhaltensmuster:
 visuelle Zuwendung= Gesichts- und Blickzuwendung per Distanz;
 Kontakt= (manuelles) Berühren, Greifen und Festhalten, Anlehnen, Anklammern; Inspizieren= Orales Inspizieren, Beschnuppern, Belecken, Beknabbern; Balgen= Partner (hier: Objekt) Packen und abwechselnd Heranziehen und Wegstoßen unter lockerem Strampeln, oft begleitet von Spiel-Piep Vokalisation.

Ergebnisse

Die mit Bellen kombinierte Feindattrappe ("Bell-Objekt") wurde von Vt J niemals berührt, von Vt I nur 3 Mal sehr kurz während des zweiten Experiments. Der mit Kontrollton dargebotenen Attrappe ("Kontrollton-Objekt") näherten sich die Vt rasch und berührten sie häufig im Verlauf lebhafter Exploration und zunehmend spielerischer Zuwendung (Abb. 19; Mann-Whitney Test für Kontakt mit den Attrappen für Vt I und J: $p \leq 0.01$). Während der Kontrollton das Verhalten nicht erkennbar beeinflusste, liefen die Vt bei dem Bell-Laut meist rasch zurück zum Muttersurrogat und betrachteten von dort aus angespannt die Attrappe. Der Zeitanteil, den die Vt gemessen an der Versuchsdauer mit Blickzuwendung zum jeweiligen Bell-Objekt verbrachten, war durchschnittlich etwa doppelt so groß, verglichen mit dem Kontrollton-Objekt (Abb. 19; für die Blickzuwendung zu den Attrappen war $p \leq 0.05$ bei Vt I, $p \leq 0.01$ bei Vt J). Der durchschnittliche Zeitanteil, den die Vt in Kontakt mit dem Muttersurrogat verbrachten, war rund 3 Mal (Vt I) bis 6 Mal (Vt J) größer während der Präsentation des Bell-Objekts als während der Präsentation des Kontrollton-Objekts (Abb. 19; $p \leq 0.01$ für beide Vt).

Vt J klammerte sich nach einer Bell-Einspielung häufig für einige Zeit am Muttersurrogat fest; dagegen hielt sich Vt I häufig hinter dem Surrogat in dem Teil des Käfigs auf, der am weitesten vom Bell-Objekt entfernt war. Beide Vt hielten sich im Verlauf der meisten Warnlaut-Experimente wiederholt für kurze Zeit im Testkasten auf, zeigten dabei aber Anzeichen von

Anspannung und vermieden jeglichen Kontakt mit der Feindattrappe.

Im Verlauf der letzten Präsentation der Feindattrappen, in der keine Lauteinspielung erfolgte, begann Vt I nach 13 Sekunden mit lebhafter Kontaktzuwendung zur Schlangenattrappe, dem ehemaligen Kontrollobjekt. Die Katzenattrappe, die zuvor mit Bellen geboten worden war, berührte er nach 5 Minuten einmal für wenige Sekunden, danach nicht mehr während der 10-minütigen Präsentation. Vt J vermied jeden Kontakt zur Schlangenattrappe, dem ehemaligen Bell-Objekt, während er bei Präsentation der Katzenattrappe sofort in den Testkasten lief und lang andauerndes Spielverhalten an die Attrappe richtete.

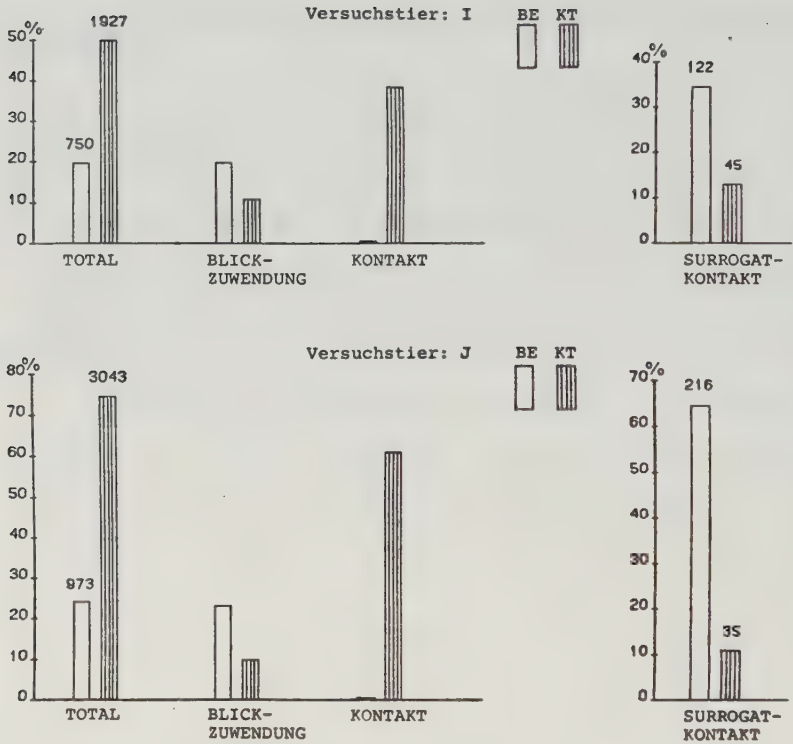


Abb. 19: Verhaltensreaktion der isoliert aufgezogenen Vt I und J auf die verhaltensabhängige Einspielung des Warnlautes Bellen (BE) und des Kontrolltones (KT). Dargestellt ist der durchschnittliche Zeitanteil in % der Versuchsdauer.

Links: visuelle und taktile Zuwendung zur Feindattrappe, sowie die Summe beider Messungen. Angaben auf den Säulen= Gesamtheit in Sekunden als Datenbasis.

Rechts: Kontakt zum Muttersurrogat. Angaben auf den Säulen= Durchschnitt in Sekunden.

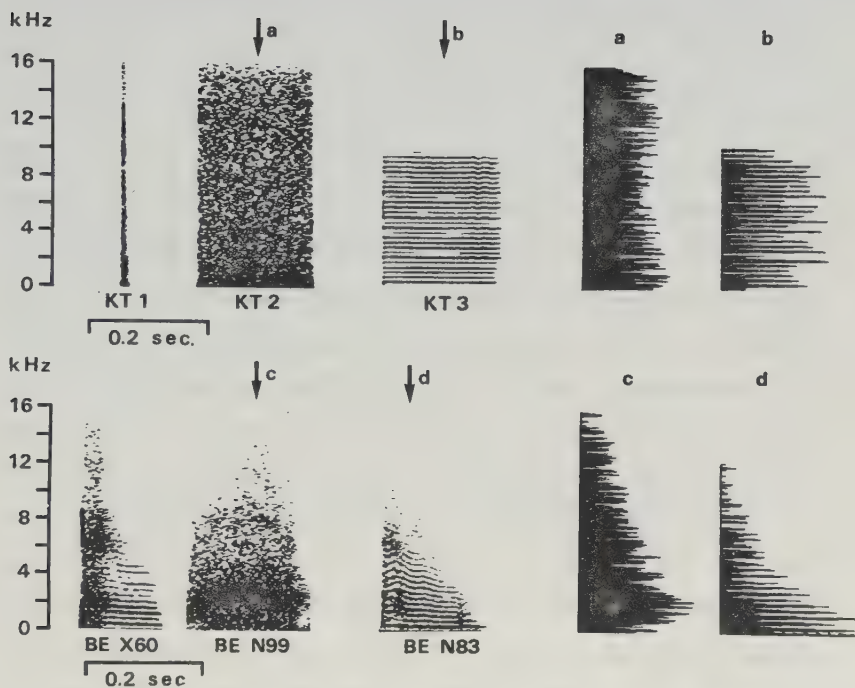


Abb. 20: Sonagramme der Kontrolltöne (KT) 1, 2 und 3 und der 3 Bell-Lautes (BE), die in Versuchsabschnitt 4.7.1 in playback Experimenten eingesetzt wurden. Die mit a und b bzw. c und d bezeichneten Pfeile markieren die Stelle des Sonagramms, an der die frequenzabhängige Energieverteilung spektrographiert wurde.

4.7 Playback-Experimente mit Warnlauten und künstlichen Lautkonfigurationen bei sozial erfahrenen Versuchstieren

4.7.1 Pilotstudie

In Vorversuchen wurden in Vt-Gruppe 1 ein Alarmpiep (Abb. 15) und drei Bell-Lautvarianten vom Tonband je 10 Mal, in maximal 3 Versuchen pro Tag, durch einen Breitband-Lautsprecher eingespielt. Alle Lautaufnahmen stammten von Mitgliedern der Gruppe. Zusätzlich wurden 3 künstliche Lautreize je 10 Mal verwendet: ein Klickgeräusch von 0,01 Sekunden Dauer, Frequenzumfang 0 bis 16 kHz (KT1), ein Rauschpuls von 0,2 Sekunden Dauer, Frequenzumfang 0 bis 16 kHz (KT2) und ein harmonisch aufgebauter Laut von 0,2 Sekunden Dauer, mit einer unmodulierten Grundfrequenz von 400 Hz, Frequenzumfang 0,4 bis 10 kHz (KT3). Abbildung 20 zeigt die Frequenzspektrogramme aller genannten Laute (außer Alarmpiep), sowie die frequenzabhängige Energieverteilung von 4 Lauten zum Vergleich. Der Amplitudenverlauf der künstlichen Laute war unmoduliert, alle Laute wurden mit einem Schallpegel von 70 dB geboten, gemessen in 1 m Distanz zum Lautsprecher.

Ergebnisse

Die ersten 3 bis 4 Einspielungen jeder der drei Bell-Lautvarianten bewirkte eine koordinierte Flucht der ganzen Gruppe oder mehrerer Gruppenmitglieder an die Käfigdecke bzw. in den oberen Käfigbereich und starkes visuelles Orientieren. Nach durchschnittlich 8 Sekunden (bei Laut BE N 83) bis zu 32 Sekunden (bei Laut BE X 60) kehrten die Tiere wieder zum Boden oder in den unteren Käfigbereich zurück. Im Verlauf der weiteren 6 bis 7 Einspielungen

setzte bei allen 3 Lautmustern zunehmende Habituation ein; in den letzten Experimenten schreckten die Vt nur kurz zusammen und zeigten für einige Sekunden visuelles Orientieren. In keinem Versuch wurden Bell-Laute geäußert (Tab. 14, S. 96). Auf keinen der 3 künstlichen Laute KT1, KT2 und KT3 zeigten Gruppenmitglieder in je 10 Einspielungen deutliche motorische Verhaltensänderungen, sondern nur in einzelnen Fällen kurze Orientierungsbewegungen des Kopfes oder Körperwendungen, ohne die Position zu verändern. Der Alarmpiep löste bei allen Einspielungen das für Flugfeindalarm typische Fluchtverhalten aus; eine Abnahme der Alarmierungsdauer, die durchschnittlich bei 20,4 Sekunden lag, war nicht festzustellen (Tab. 14, S. 96).

4.7.2 Playback-Experimente mit Alarmpiep und künstlichen Sinuslauten

Da eine habituationsfreie Signalwirkung eines Lauttyps für eine funktionsanalytische Untersuchung akustischer Lautkonfigurationen vorauszusetzen ist, erschien nur der Alarmpiep für eine weitergehende Untersuchung einzelner Frequenzparameter geeignet. Insbesondere sollte geprüft werden, ob 1. die absolute Höhe der Frequenz eines Pieplautes, 2. primär die ansteigende oder die absteigend modulierte Lautkomponente funktionstragend ist, und 3. ob frequenzmodulierte Sinustöne ohne die artspezifischen Merkmale der Amplitudenmodulation Signalwirkung besitzen. Hierzu wurden die ansteigende und die absteigend modulierte Komponente modellhaft durch künstliche Sinustöne mit einem linearen Anstiegswinkel von 20° oder 45° bzw. einem Winkel von 135° oder 160° ersetzt (Abb. 21). Als Vergleichslaute wurden Sinustöne ohne Frequenzmodulation mit 16, 12 und 6 kHz verwendet.

Alle Lautattrappen besaßen eine Dauer von 0,1 Sekunden und eine unmodulierte Amplitude von 70 dB, mit Flanken von 0,01 Sekunden. Der Flankenanstieg und -abfall entsprach damit angenähert natürlichen Alarmpieps, hierdurch konnten akustische Ein- und Ausschaltartefakte vermieden werden.

Zusätzlich wurde ein 16 kHz Sinuston mit einer Amplitudenmodulation generiert, die nach Intensitätsschwankung ΔI und Amplitudenwechselzahl pro Zeit natürlichen Alarmpieps ähnelte (Abb. 11: S16 AM). Seiner Frequenzstruktur nach ähnelte der Laut den in Abschnitt 4.5 beschriebenen horizontalen hochfrequenten Pieplauten, die in Schrecksituationen auftraten (Abb. 11: LP H 65).

Eine Tonbandaufnahme eines natürlichen Alarmpieps, den Vt N, Gruppe 1, im Verlauf einer experimentell ausgelösten Alarmierung im Schallraum vokalisiert hatte, diente als Referenzreiz. Alle Versuchslaute wurden in 10 Experimenten beiden Vt-Gruppen mit einem Schallpegel von 70 dB eingespielt, wobei an einem Versuchstag nicht mehr als eine Alarmierung jeder Vt-Gruppe experimentell ausgelöst wurde. Die Lauteinspielungen fanden in einem neutralen und entspannten Verhaltenskontext in der Gruppe und unter den in Abschnitt 4.4.1 dargelegten allgemeinen Vorbedingungen für die Präsentation von alarmierenden Reizen statt. Zur Vermeidung von Auswirkungen einer möglichen Seitengewöhnung (Masataka, 1983a) wechselte die Käfigseite, von der aus die Laute eingespielt wurden, in unregelmäßigen Zeitabständen. Die Verhaltensreaktionen der Vt wurden videographiert; über eine Kontrollkamera wurden Zeitpunkt, Schallpegel und Dauer der Lauteinspielung in das Videobild

eingebledet. Für jedes der 5 Fokustiere wurde anschließend in einem eigenen Auswertgang die Dauer der Alarmierung anhand des motorischen Reaktionsverlaufs und des Sprechprotokolls erfaßt.

Ergebnisse

Die Auswertung für den amplitudenmodulierten 16 KHz Sinuston S16 AM wurde aus der Ergebnisdarstellung in Abb. 21 ausgeklammert, da bei diesem Reizlaut nach anfänglicher starker Alarmierung in beiden Vt-Gruppen bereits nach 4 bzw. 5 Versuchen starke Habituation auftrat. Auffällig war ferner eine gezielte räumliche Ausrichtung der Flucht nach oben unter die Käfigdecke. Das motorische Verhalten entsprach eher dem in unspezifischen Schrecksituationen. Die durchschnittlichen Alarmierungsdauern in beiden Vt-Gruppen sind in Tab. 15, S. 96, zusammengefaßt.

Die Ergebnisse für die anderen Lautreize sind in Abbildung 21 zusammengefaßt. Sinuslaute ohne Frequenz- oder Amplitudenmodulation mit der Frequenz 16 kHz (S16), 12 kHz (S12) und 6 kHz (S6) bewirkten keine motorischen oder vokalen Verhaltensänderungen; gelegentlich zeigten einzelne Vt kurze Körperdrehungen oder Orientierungsbewegungen des Kopfes. Die Sinuslaute mit einem linearen Frequenzanstieg im Winkel von 20° oder 45° bzw. einem absteigenden Frequenzverlauf von 135° oder 160° lösten regelmäßig das für Flugfeindalarm typische Fluchtverhalten und freezing aus. Die Alarmierung war bei den Lauten mit 20° und 160° Winkelanstieg, entsprechend einem Frequenzumfang von 2 kHz, meist deutlich schwächer

ausgeprägt und von kurzer Dauer. Dagegen lag die durchschnittliche Alarmierungsdauer bei den Sinuslauten mit 45° und 135° Winkelanstieg in beiden Vt-Gruppen im Bereich mittelstarker Flugfeindalarm-Situationen, wie sie z.B. auftraten, wenn größere Vögel in geringer Höhe über die Dachkuppel des Beobachtungskäfigs flogen und Alarmpieps auslösten. Für den Unterschied zwischen den Ergebniswerten bei 45° und 20° war in beiden Vt-Gruppen $p \leq 0,01$; auch bei den Reizlauten mit absteigender Frequenz bewirkte der steiler modulierte Sinus 135° länger andauernde Alarmierung als der Vergleichslaut mit 160° : für Vt-Gruppe 1 war $p \leq 0,05$, für Vt-Gruppe 2 war $p \leq 0,01$. Dagegen ergaben sich zwischen den Ergebnissen für die aufsteigenden und absteigenden Laute mit jeweils gleichem Frequenzumfang nur vergleichsweise geringe Unterschiede, ohne eindeutige Tendenz.

Ein differenzierteres Bild zur Signalfunktion der Lautreize ergibt die Darstellung der individuellen Verhaltensreaktionen, jeweils gemittelt aus 10 Versuchen, in Abbildung 22. Beide Männchen zeigten bei fast allen Lautreizen wesentlich kürzere Dauern der Alarmierung als die weiblichen Fokustiere; Vt Q, das Männchen der Gruppe 1, erreichte durchschnittlich nur 33,1 % ($p \leq 0,01$), Vt D (Gruppe 2) 23,6 % ($p \leq 0,01$) der gemittelten Werte der 4 Weibchen. Bezogen auf die Alarmierung durch den Alarmpiep waren die relativen Reaktionsdauern der Männchen Q und D bei den künstlichen Lautreizen mit dem Gruppendurchschnitt vergleichbar; z.B.

erreichte der 45° Sinuslaut bei Vt Q 54,7 % des Alarmpiep-Wertes, 60,3 % im Durchschnitt der Gruppe 1, und bei Vt D 49,1 % bei einem Durchschnitt von 59,4 % für Gruppe 2. Nur bei Vt X und Vt R wurden durch Sinuslaute mit 45° bzw. 135° Winkeln Alarmreaktionen mit längerer Dauer ausgelöst als beim Alarmpiep, dem natürlichen Referenzlaut.

Die Stichproben der meisten Einzeltiere ergaben für den steiler ansteigenden Sinus 45° signifikant höhere Werte als für den Sinus 20°: $p \leq 0,01$ bei Vt X, L, F, R und $p \leq 0,05$ bei Vt Q, U, B, D, G. In der Tendenz erzielte auch der steiler absteigende Sinus 135° bei allen Vt längere Alarmierungen als der Sinus 160°; statistisch gesichert war der Unterschied bei Vt U, G und R ($p \leq 0,01$). Zwischen ansteigendem und absteigendem Frequenzverlauf der Sinuslaute gab es tendenziell keine deutlichen Unterschiede zwischen den Lautpaaren mit gleichem Frequenzumfang. In 11 Fällen waren die Durchschnittswerte der Alarmierungsdauern bei ansteigendem Verlauf, in 9 Fällen bei absteigendem Verlauf größer. Beim Vergleich der Ergebnisse von Alarmpiep und Sinus 45° lagen die Werte des natürlichen Warnlautes nur bei Vt Q, L und E ($p \leq 0,01$) sowie bei Vt U ($p \leq 0,05$) signifikant höher.

Tab. 14: Alarmierungsdauer in Sekunden bei 10 Einspielungen
je Lautreiz in Vt-Gruppe 1, Versuchsabschnitt 4.7.1

Lautreiz:	Lauteinspielung Nr.:									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Alarmpiep	22,1	15,3	27,4	16,6	22,8	19,1	16,7	18,8	20,3	24,9
BE X60	94,2	76,5	61,3	45,8	21,3	12,2	8,7	0	0	0
BE N99	88,3	79,9	67,6	35,5	14,8	18,7	9,3	3,1	0	0
BE N83	35,5	23,6	11,2	8,3	1,1	0	0	0	0	0

BE = Bellen

Tab. 15: Alarmierungsdauer in Sekunden bei 10 Einspielungen
von Lautreiz S 16 AM, Versuchsabschnitt 4.7.2

Vt-Gruppe	Lauteinspielung Nr.:									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	72,7	48,2	34,6	18,9	4,6	1,3	0	0	0	0
2	65,4	34,0	46,4	31,9	21,8	7,2	2,1	0	0	0

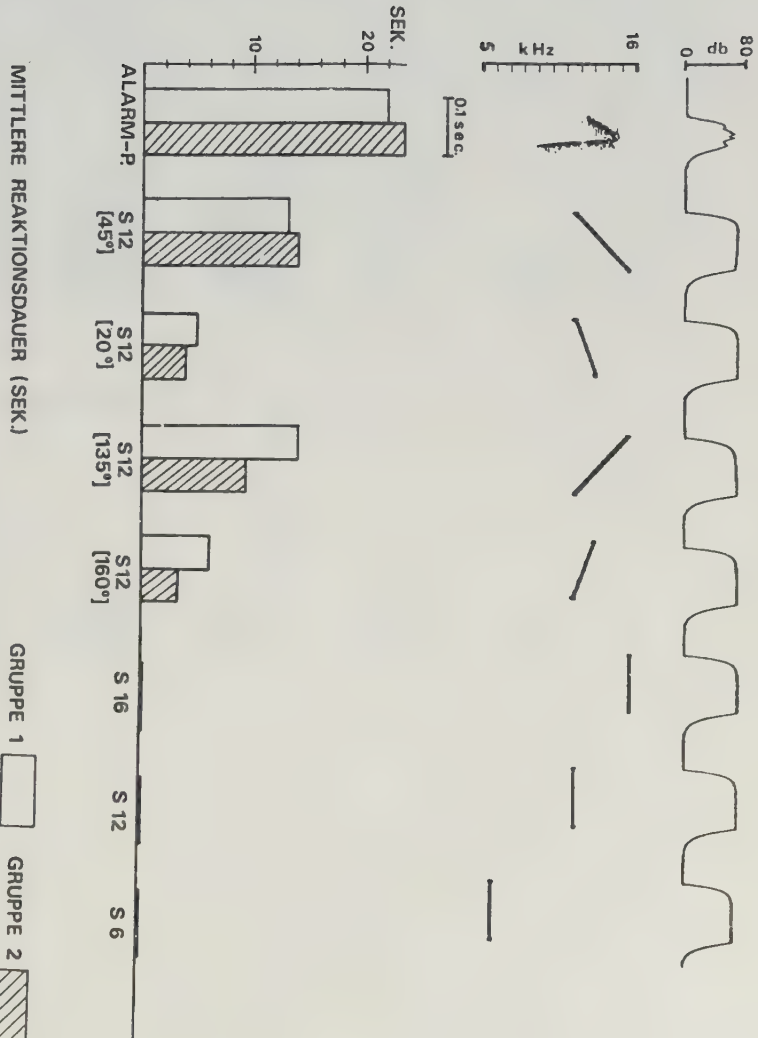


Abb. 21: Mittlere Dauer des Alarmverhaltens in Sekunden. Abszisse: S= Sinus-Reizlaut, mit Angabe der Frequenz bzw. Ausgangsfrequenz in KHz, darunter der lineare Anstiegswinkel der Frequenz in Grad. Alarm-P.= Alarmplep-Referenzlaut.

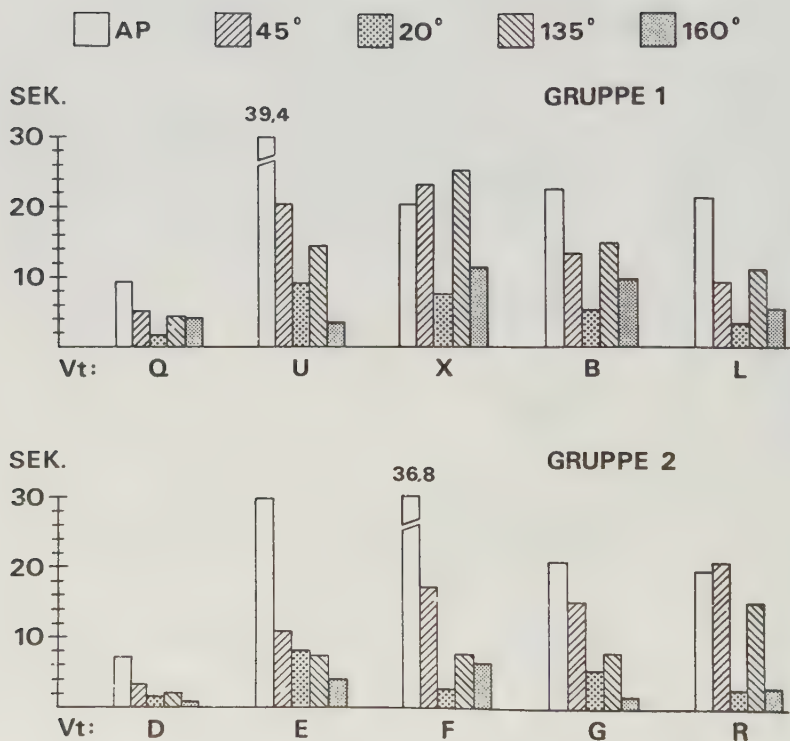


Abb. 22: Mittlere Dauer des Alarmverhaltens in Sekunden
bei 5 Fokustieren je Vt-Gruppe.

Abszisse: Individuelle Bezeichnung der Fokustiere.

Legende zur Säulenmarkierung: AP= Alarmpiep-
Referenzlaut , bzw. Angabe des Anstiegswinkels der
Sinus-Reizlaute in Grad.

5. DISKUSSION

Mit den in Versuchsabschnitt 4.2 durchgeführten Experimenten ist der Nachweis erbracht worden, daß Totenkopffaffen zweidimensionale Bildinformationen in Form von Farbfilmprojektionen als Repräsentation realer Objekte oder realer Umweltsituationen wahrnehmen. Sämtliche Filmvorführungen von Freßfeinden führten zu den arttypischen und situationsgerechten Verhaltensweisen der Alarmierung und Flucht. Im Anschluß an die nur 5 Sekunden dauernden Präsentationen von terrestrischen Beutegreifern beteiligten sich alle Gruppenmitglieder nach sofortiger Alarmierung und Flucht an die Käfigdecke an lang anhaltenden Haßreaktionen mit visueller Orientierung auf die Filmleinwand. Das neutrale Verhalten der Vt bei den zahlreichen Darbietungen von indifferent strukturierten Vergleichsreizen oder von pflanzenfressenden Tieren demonstrierte, daß die Filmprojektionstechnik keine Reizsituation darstellte, die sich alarmierend auswirkte oder Schreckreaktionen herbeiführte. Im Gegensatz zu den Annahmen von Klüver (1933) sind Totenkopffaffen in der Lage, auch komplexe visuelle Reizkonstellationen wie z.B. im Film nachgestellte Situationen der Futterzubereitung oder des Fangens wiederzuerkennen.

In einer Reihe von psychologischen Untersuchungen war die Erkennung zweidimensional abgebildeter Reize bei Primaten umstritten. Marton et al. (1968) wiesen auf die Bedeutung der Beobachtung spontaner Verhaltensreaktionen hin, die Makaken bei Bildprojektionen von spezie-relevanten Reizen,

z.B. Abbildungen von Artgenossen, äußern. Auf die Bildprojektionen von Artgenossen, Nahrung und nicht näher bezeichneten "angsterregenden Objekten" zeigten juvenile Rhesusaffen und ein zahmer Schimpanse "emotionelle und spezifische motorische Reaktionen", die dem Verhalten gegenüber den realen Objekten ähnelten; die Versuchskatzen dagegen "nahmen keinen Anteil" an den Bildvorführungen. In lernpsychologisch orientierten Arbeitsansätzen wurde die Bildererkennung in Verbindung mit bestimmten Aufgabensituationen untersucht. Durch Futterbelohnung wurden die Vt darauf dressiert, bildhaft gebotene Reize einer Auswahl von nur haptisch zugänglichen Vergleichsobjekten zuzuordnen (Davenport & Rogers, 1970, 1971; Cowey & Weiskrantz, 1975; Ettlinger & Jarvis, 1976). Da für diese Diskriminierungstests meist zufällig ausgewählte Reizobjekte, "junk-objects" (Ettlinger, 1981), verwendet wurden, die keinerlei artspezifische Handlungsbereitschaft aktivieren konnten, war die Lösung der Testaufgaben eher von der Effizienz der Futterdressur als von den sensorischen und kognitiven Fähigkeiten der Vt abhängig. Die Ergebnisse lassen sich daher nur schwer auf einen natürlichen Reiz- und Verhaltenskontext übertragen und widersprechen sich teilweise. So kamen Winner & Ettlinger (1979) und Ettlinger (1981) zu dem Schluß, daß Schimpansen nicht in der Lage sind, ohne spezielles Training Objekte in Fotografien wiederzuerkennen, während Davenport & Rogers (1971) und Davenport et al. (1975) ein spontanes Erkennen der Bildinformation in Fotografien aufgrund ihrer Experimente als gesichert ansahen.

Arttypische Verhaltensreaktionen auf bildhafte Darstellungen von Nahrungs- und Feindreizen sind bei Neuweltaffen u.a. bei Kapuzineraffen (Klüver, 1933) und Krallenaffen (Wendt, 1979) beobachtet worden; so differenzierte visuelle Wahrnehmungsleistungen wie die Unterscheidung von Gesichtsmerkmalen nach Fotografien wurden bisher nur für verschiedene Altweltaffen, darunter Rhesusaffen (Rosenfeld & Van Hoesen, 1979; Bruce, 1982) und Schimpansen (Bauer & Philip, 1983) nachgewiesen. Kyes & Candland (1984) boten Hamadryas-Pavianen in einem Selbstwahlverfahren Gesichtsabbildungen von Gruppengenossen in Diaprojektionen, wobei die Vt eine individuelle Bevorzugung bestimmter Gruppenmitglieder zeigten, die sich offenbar an deren sozialem Rang orientierte. In der vorliegenden Untersuchung erscheint bemerkenswert, daß die Vt artfremde Gesichter in der Filmprojektion unterschieden. "Fänger" 2 (Film Nr. 34) wurde nach einem einmaligen kurzen Eingriff in Vt-Gruppe P1 von zwei identisch gekleideten, ebenfalls Vollbart tragenden Vergleichspersonen unterschieden; sein Erscheinen in der Filmvorführung führte auch noch 3 1/2 Monate nach dem Eingriff Bell-Alarm, Flucht und mobbing der gesamten Gruppe herbei.

Blest (1957) stellte in Untersuchungen an Tagpfauenaugen und anderen Schmetterlingen fest, daß insektenfressende Singvögel beim Anblick von Augenflecken zurückschreckten und die Beute mieden. Mit Attrappenversuchen bestimmte Blest besonders wirksame Augenfleck-Schemata, die große Ähnlichkeit mit Wirbeltieraugen aufwiesen. Auch zahlreiche neotropische Schmetterlingsarten besitzen Augenflecken

(Wickler, 1971; De Vries, 1983), die insektenjagende Vögel abschrecken (Young, 1971). Bei den Filmvorführungen eines natürlichen Wirbeltier-Augenschemas und eines künstlichen Augenschemas nach Blest (1957) zeigten die wildgefangenen Vt, deren Nahrung im natürlichen Habitat zu einem großen Teil aus Insekten besteht (Fooden, 1964; Thorington, 1968; Izawa, 1975) keinerlei Fluchtverhalten oder Schreckreaktionen. Jordan (1976) berichtete über ausgeprägtes "Droh- und Angstverhalten" bei im Zoo gehaltenen Orang Utans, wenn Abbildungen verschiedener Tiergesichter mit kontrastreichem Augenschema gezeigt wurden. In diesem Fall waren die Reaktionen auf Augenschemata vermutlich auf den Signalcharakter des Drohstarrens, der bei vielen Primaten wirksam ist, zurückzuführen (Gautier & Gautier, 1977).

Die Verhaltensreaktionen in den Vt-Gruppen P1 und P2 auf die unterschiedlichen Vogeldarstellungen in den Filmen Nr. 16 bis 25 haben verdeutlicht, daß für die Auslösung von Alarmpiep-Vokalisationen und Flucht nicht die dargebotenen figuralen Merkmale ausschlaggebend waren, sondern die Bewegungsmerkmale. Die Vorführungen von Vogelschemata, die keine Fortbewegung im Bildausschnitt beinhalteten, beeinflussten das Verhalten nicht. Baldwin & Baldwin (1972) berichteten, daß auch freilebende Totenkopffaffen keine Alarmierung durch große Vögel zeigten, solange diese auf einem Ast saßen. Die langsam bewegte Vogelattrappe (Film Nr. 16) bewirkte in beiden Vt-Gruppen meist nur schwache Fluchtbewegungen, aber lang anhaltendes Sichern. Anstelle des Alarmlauts äußerten die Vt regelmäßig Keckern unmittel-

bar nach der Reizdarbietung, wie dies auch beim Betrachten bestimmter Säugetiere oder in Versuchsabschnitt 4.4.1 und 4.4.2 bei weniger wirksamen Feindreizen der Fall war. Ähnliche unvollständige motorische Alarmhandlungen, bei denen der Alarmruf ausbleibt, sind auch von Singvögeln bekannt; Curio et al. (1973) erklärten die abgestuften Alarmreaktionen mit einer niedrigeren feindspezifischen Erregung, die in schwach alarmierenden Reizsituationen auftritt. Solche "stummen" Alarmhandlungen kommen beim Trauerschnäpper auch in feindfreien Situationen, z.B. bei Rivalerkämpfen, vor. Parallel hierzu ist das Keckern der Totenkopffaffen ein Lauttyp, der im Verlauf von agonistischen sozialen Interaktionen, vor und nach Kämpfen vokalisiert wird (Winter et al., 1966). Nach den Beobachtungen von Baldwin & Baldwin (1972) werden unter natürlichen Lebensbedingungen Keckerlaute nicht selten in Flugfeindsituationen eingesetzt; Angaben über den Verlauf des begleitenden motorischen Verhaltens fehlen. Die alarmierende Funktion des Keckerns läßt sich von den beiden Warnlauttypen nur insofern trennen, als die begleitenden motorischen Alarmhandlungen nur unvollständig sind. Dagegen ist eine Doppelfunktion von Alarmpiep und Bellen - einmal als Warnlaut, zum andern als Signal bei sozialen Interaktionen - wie sie Klump & Shalter (1984) für verschiedene Singvogelarten darstellen, bei Totenkopffaffen bisher nicht bekannt.

Weitere Aufschlüsse über die Steuerung des Alarmverhaltens, insbesondere zur genetischen Disposition der beteiligten

Auslösemechanismen, ergaben die Reizexperimente an isoliert aufgezogenen Vt. Nachdem festgestellt worden war, daß das künstliche Aufzichts- und Haltungsverfahren keine massiven Störungen der physischen Entwicklung (King & King, 1970; Kaplan, 1973; Kaack et al., 1979) und der Verhaltensontogenese (Ploog et al., 1967; King et al., 1974) mit sich brachte, konnte die Auswirkung der Feindreiz-Darbietung auf das spontane Verhalten untersucht werden. Das prompte Auftreten des kompletten arttypischen Flugfeind-Alarmverhaltens, bestehend aus der Warnlautäußerung und den motorischen Reaktionskomponenten, demonstrierte klar das Ansprechen eines AAM bei der visuellen Verarbeitung der gebotenen Flugfeindattrappen. Die aus Tabelle 9 ersichtlichen gelegentlichen Ausfälle der Alarmreaktion beruhten, wie sich aus entsprechenden Protokollnotizen und Videoaufnahmen ergab, vermutlich darauf, daß die Vt in lokomotorisch aktiveren Situationen die nur 0,5 Sekunden dauernde Reizdarbietung nicht wahrgenommen hatten. Eine feinere zeitliche Abstimmung des Moments der Reizexposition mit der visuellen Ausrichtung der Vt auf die Projektionsfläche war wegen der auf 30 Sekunden festgelegten Dauer des Filmvorspanns nicht möglich. Die Projektion des reizneutralen Vorspanns war zur Gewöhnung der Vt an die Versuchssituation, z.B. an das Projektorgeräusch und die Beleuchtungsveränderung, erforderlich. Deutliche Hinweise auf das Erkennen der visuellen Information der Filmvorführungen ergaben sich auch aus den koordinierten und gezielten Fangversuchen von dargestellten Insekten und aus Explorationsbewegungen, die die Vt auf markante Bildstrukturen ausrichteten.

Die Reaktionen auf die Filmvorführungen von Raubkatzen- und Schlangenreizen legen daher das Fehlen eines AAM bei der Erkennung eines terrestrischen Feindes nahe.

Dieser Befund wird auch durch das unbeeinflusste Explorations- und Spielverhalten unterstützt, das die Vt gegenüber dem direkt präsentierten Katzen- und Schlangenmodell in der Vorphase des Versuchs 4.6.2 zeigten.

Die nach unterschiedlichen situativen Bedingungen erfolgten Einspielungen von Bell-Lauten in Versuchsabschnitt 4.6.1 und 4.6.2 verdeutlichten, durch welche sozialen Lernprozesse sich das artgemäße Verhalten in Bodenfeindsituationen ontogenetisch entwickeln kann. Bei der Lauteinspielung allein kam es nach anfänglicher Flucht zum Muttersurrogat nach wenigen Experimenten nur noch zu kurzzeitigen Unterbrechungen der freilaufenden Aktivität. Erst als das Warnlautereignis zeitlich mit dem Erscheinen eines "Referenzobjekts" bzw. mit der objektgerichteten Eigenaktivität verknüpfte wurde, stellten sich prompte und persistente Verhaltensreaktionen ein. Die durch den Lautsprecher im Muttersurrogat eingespielten Bell-Laute ersetzen in dieser dem natürlichen Reizkontext angenäherten Versuchsanordnung die Warnvokalisationen der Gruppengenossen. Die abschließenden Präsentationen der Feindattrappen ohne Lauteinspielung zeigten, daß nach 11 bzw. 12 Experimenten ein persistenter Lernprozeß im Sinne einer adaptiven Modifikation des Verhaltens (Lorenz, 1978) eingetreten war. Ein solcher Lernprozeß ist unter der Annahme erklärbar, daß das artspezifische Verständnis des Bellens als Warnsignal angeboren ist. Weder

der Kontrollton C noch eine Reihe von völlig anders strukturierten artifiziellen und arttypischen Lauten, die unter gleichen experimentellen Bedingungen bei 6 Vt eingespielt worden waren (Herzog & Hopf, 1983), beeinflussten das objektgerichtete Kontaktverhalten in derartig krasser Form. Wegen der kontrollierten technischen Bedingungen des playback-Verfahrens und des konstanten Schallpegels, der im Vergleich zu natürlichen Vokalisationen eher niedrig eingestellt war, ist die Erklärung über eine bloße Schreckreaktion zu verwerfen. Herzog & Hopf (1983) stellten fest, daß gelegentlich aufgetretene anfängliche Schreckreaktionen auf Lauteinspielungen sehr rasch, d.h. bereits nach wenigen Lautereignissen vollständig habituierten.

Totenkopffaffen sind über weite tropische Gebiete Mittel- und Südamerikas verbreitet (Cooper, 1968; Hershkovitz, 1984). Man kann voraussetzen, daß die Populationen in geographisch und ökologisch unterschiedlichen Lebensräumen auch zumindest teilweise anderen Feinden ausgesetzt sind (Tokuda, 1968; Fleagle et al., 1981; Mittermeier & van Roosmalen, 1981). Baldwin & Baldwin (1972) berichteten über lokale Abweichungen des mobbing-Verhaltens gegenüber Bodenfeinden bei mittelamerikanischen Populationen der Unterart *Saimiri oerstedii*. Der oben modellhaft beschriebene Lernprozeß ist geeignet, die Erkennung der im jeweiligen Habitat vertretenen terrestrischen Feinde in adaptiver Weise sicherzustellen. Die kollektive Haßreaktion der erfahrenen Gruppenmitglieder, die mit dem Bell-Alarm verbunden ist und in auffälliger Weise gegen den Feind gerichtet wird, fördert bei Jungtieren

sehr wahrscheinlich die assoziative Verknüpfung von Warnsignal und Feind-Habitus. Vergleichbare Tradierungsmechanismen der Feinderkennung wurden u.a. für Singvögel beschrieben (z.B. Curio et al., 1978; Curio & Regelman, 1985).

Mit den in Versuchsabschnitt 4.6.1 durchgeführten playback-Versuchen konnte demonstriert werden, daß Alarmpieps unabhängig von sozialer Erfahrung die arttypischen motorischen Alarmhandlungen auslösen. Es muß zwar erwogen werden, daß Totenkopffaffen wie manche anderen Säugetiere und der Mensch schon intrauterin einige Wochen vor der Geburt Laute wahrnehmen (Fleischer, 1955; Scibetta & Rosen, 1969; Tanaka & Arayama, 1969; Romand, 1971; Armitage et al., 1980; Ehret, 1980), doch ein pränatales Lernen durch Wahrnehmung der mütterlichen Reaktionen auf Laute kann in keiner Weise so komplexe Bewegungskoordinationen wie die beobachtete Abfolge von Flucht, freezing und Sichern erklären.

Beim Flugfeindalarm handelt es sich demnach um einen Funktionskreis, der sich ontogenetisch vollständig autonom entwickelt. Auf der Grundlage angeborener Auslösemechanismen sowohl auf der Ebene der visuellen Feindwahrnehmung (Versuch 4.3) als auch auf der Ebene der Warnlauterkennung ist ein situationsgerechtes Reagieren in der beschriebenen Weise vorprogrammiert. Wenn man berücksichtigt, daß z.B. die Harpye (*Harpia harpyja*), einer der größten und am weitesten verbreiteten neotropischen Greifvögel, als fluggewandter Pirsch- und Stoßflugjäger in reißend schnellem

Flug vor allem Baumaffen als Beute schlägt (Rettig, 1978), wird vorstellbar, warum ein erfahrungsunabhängiges Alarmverhalten des Totenkopffaffen gegenüber Flugfeinden von unmittelbarer Bedeutung für die Arterhaltung ist.

Nach den Feststellungen an Freilandpopulationen (z.B. Thorington, 1968; Baldwin & Baldwin, 1972) und an Gefangenschaftsgruppen (z.B. Winter et al., 1966; Schott, 1975) sowie nach den Ergebnissen der Untersuchungsabschnitte 4.1 und 4.2 tritt Alarmverhalten in sehr variablen Reizsituationen auf. Es stellt sich zwangsläufig die Frage nach der Spezifität der beteiligten Auslösemechanismen. Innerartlich wirksame Auslöser sind häufig sehr einfach strukturierte, partnerspezifische Körper- und Bewegungsmerkmale (Tinbergen, 1953). Magnus (1958) bestimmte z.B. das Reizmuster, das die Auffliegereaktion des männlichen Kaisermantels (*Argynnis paphia*) auslöst, experimentell als einen hochfrequenten Wechsel von Farbe und Nichtfarbe, wobei die arttypische orange-rote Flügelfärbung die stärksten Reaktionen hervorrief. Die terrestrischen Feinde des Totenkopffaffen lassen sich ganz unterschiedlichen und vielgestaltigen Klassen wie Schlange, Beutegreifer (z.B. Raubkatze, Marder) und Mensch zuordnen. Menschen können wiederum diskriminiert werden nach erfahrungsabhängigen Merkmalen wie dem individuellen Aussehen eines "Fängers" oder nach dem Mitführen von Attributen des "Fängers", z.B. Fangnetz, Waffe. Auch die visuelle Unterscheidung von felltragenden Beutegreifern und felltragenden Nicht-Beutegreifern in Versuchsabschnitt

4.2 macht deutlich, daß an der Erkennung des Beutegreiferschemas komplexe Gestaltwahrnehmungsprozesse beteiligt sind. In Abschnitt 4.4 wurden aus der Vielzahl der möglichen Reizfaktoren, die an der Auslösung der Alarmreaktionen beteiligt sind, je ein Reizmerkmal für das Schema eines Bodenfeindes (Fellzeichnung) bzw. eines Flugfeindes (Bewegungskomponente) zur weiteren Untersuchung ausgewählt. Alle anderen Reizbedingungen wie z.B. Farbe, Kontrast, absolute Größe und weitere Merkmale der Gestalt und Bewegungsweise wurden zunächst konstant gehalten. Die Versuche veranschaulichen, nach welchen perceptiven Kriterien innerhalb einer Reihe von Konfigurationen eines Reizmerkmals kategoriale Zuordnungen zum Feindschema erfolgen.

Mit den zweiseitig spiegelbild-symmetrisch aufgebauten "Raubkatzen"-Schemata wurde, unabhängig von artspezifischen Kennzeichen der Form und Anordnung der Fellfleckung, analysiert, ob und inwieweit der Flächenanteil der schwarzen Musterung bzw. der Durchmesser der Kreisflecken Signalfunktion besitzt. Aus der quantitativen Auswertung der Alarmierungsdauer und der deskriptiven Analyse der Vt-individuellen Verhaltensmuster wurden differenzierte Zusammenhänge der bei der Steuerung des Bellalarms wirkenden Faktoren ersichtlich. Die ausgeprägten Alarmreaktionen, die von 4 Attrappen mit einem sehr variablen Bereich der Musterstrukturen ausgelöst wurden, haben demonstriert, in welchem hohem Maß die Vt zur visuellen Generalisation bei der Feinderkennung fähig sind.

Andererseits zeigten signifikante Unterschiede zwischen den abgestuften Reaktionsdauern, daß der Flächenanteil bzw. der Durchmesser der schwarzen Kreisflecken einen unmittelbaren Einfluß auf die Alarmerregung hatten. Die während der Expositionszeit von nur 5 Sekunden aktivierte Alarmerregung wurde erst als "Nachwirkung" der Reizdarbietung (Curio et al., 1973) von z.B. bis zu 4,8 Minuten beim 20%-Muster, und von bis zu 6,6 Minuten bei der Raubkatze abgebaut. Trotz der notwendigerweise groben Abstufungen der einzelnen Reizmuster wies die Verteilung der durchschnittlichen Reaktionsdauern die eindeutige Tendenz auf, nach der Punktraster mit extrem hohen oder niedrigen Flächenanteilen schwächer alarmierend oder ganz wirkungslos waren. Dies konnte kaum auf einem Wegfall der optischen Auflösbarkeit der Musterstrukturen beruhen, da die Kreisflecken im 1%-Muster noch einen Durchmesser von 9 mm, im 0,5%-Muster von 7 mm besaßen.

Die Attrappenmuster stellten hinsichtlich der Form der Kreisflecken und ihrer Anordnung eine Feindreizkonfiguration von hohem Abstraktionsgrad dar. Man kann davon ausgehen, daß Veränderungen der Umrißform der Flecken wenig an ihrer Signalwirkung ändert. Wie mit Versuch 4.2, Film Nr. 9 gezeigt wurde, ist auch die Zahl der schwarzen Flecken sehr variabel, die einer Invariantenbildung zum Feindschema unterliegt. In Versuch 4.4.1 begann der Bellalarm oft, wenn sich erst ein kleiner Teil des Reizmusters in den Bildausschnitt bewegt hatte. Die beiden Farbkomponenten gelb und schwarz allein hatten keinen alarmierenden Effekt;

wie aus Tabelle 13 ersichtlich, löste auch ein schwarzer Punktraster mit 20% Flächenanteil auf weißem Untergrund in der Mehrzahl der Darbietungen Bellalarm aus. Das Farbensehen ist bei der Erkennung gefleckter Baumkatzen wahrscheinlich von untergeordneter Bedeutung, da die meisten Vertreter aus der Ozelot-Verwandtschaft (Gattung: *Leopardus*) Nacht- und Dämmerungsjäger sind und somit in der Regel durch Dämmerungssehen mit den Stäbchenrezeptoren wahrgenommen werden. Zudem ist die Farbdiskrimination im gelb-roten Spektralbereich bei Totenkopffaffen schlechter ausgebildet als bei Makaken und Menschen (De Valois & Jacobs, 1968), wobei Männchen für langwelliges Licht um 640 nm weniger sensitiv sind als Weibchen (Jacobs, 1977).

Im Bereich des interaktiven Verhaltens wurden bemerkenswerte individuenspezifische Handlungsmuster deutlich: Dem erwachsenen Männchen kam in der bereits beschriebenen Weise eine "triggernde" Funktion für den Verlauf der Alarmreaktion zu, wie es auch in den Filmvorführungen bei den Vt-Gruppen P1 und P2 beobachtet wurde. Als einziges Gruppenmitglied zeigte das alpha-Männchen während der mobbing-Reaktion unter sukzessiver Annäherung an die Projektionsleinwand Imponiersprünge und Rütteln (Ploog et al., 1963, 1967), ein Verhalten mit deutlich aggressiver Tönung, das vor allem bei Altweltaffen als eine Form der Gruppenverteidigung gegenüber Freßfeinden beschrieben worden ist (Jolly, 1972). "Display-jumping" wird z.B. bei Rhesus- und Schweinsmakaken (Bernstein, 1964, 1966a), Kapuzineraffen (Bernstein, 1966b) und Grauen Languren

(Vogel, 1975) nur vom alpha-Männchen in Alarm- oder Schrecksituationen vorgeführt.

Zusammenfassend ist festzuhalten: Bellalarm wird durch vielfältige Reizmuster aus der Gruppe terrestrischer Freßfeinde ausgelöst; an der visuellen Feinderkennung können komplexe Gestaltwahrnehmungsprozesse mitwirken. Experimentell konnte ein sehr einfach strukturiertes Reizmuster nachgewiesen werden, das den AM unabhängig von spezifischen Gestalt-, Farb- und Bewegungsmerkmalen eines Beutegreifers anspricht. Die Verhaltensreaktionen von sozial erfahrungslosen Vt auf Raubkatzen- und Schlangenattrappen lassen auf das Fehlen eines AAM bei der Bodenfeinderkennung schließen. Für eine endogene Reifung des AM im weiteren Ontogeneseverlauf gibt es keine Hinweise; Murray & King (1973) und Huebner et al. (1979) stellten fest, daß sozial unerfahrene Totenkopffaffen auch im Alter von einem bzw. drei Jahren keine Alarmierung oder Vermeidungsverhalten gegenüber lebenden Schlangen zeigen. Nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen ist daher die Schlußfolgerung begründet, daß die artgemäße Reaktion auf terrestrische Feinde über erworbene Auslösemechanismen, EAMs (Schleidt, 1962) in Gang gesetzt wird. Aufgrund des angeborenen Verständnisses des Warnlautes Bellen kann die Zuordnung zwischen visuellen Feindmerkmalen und dem Alarmverhalten der Artgenossen gelernt werden. Durch diesen adaptiven Tradierungsmechanismus ist die Erkennung der habitatspezifischen Bodenfeindschemata sichergestellt.

Anhand der Experimente in Abschnitt 4.4.2 konnten einige Reizmerkmale näher beschrieben werden, die bei der Auslösung der Alarmpiepreaktion grundsätzlich von Bedeutung sind. Die krassen Unterschiede der Alarmierungsdauern bei männlichen und weiblichen Vt waren in diesem Reizkontext nicht mit individualspezifischen Alarmhandlungen verbunden. Nahezu alle Darbietungen der Vogelattrappe wie auch der Kreisscheibe in den Geschwindigkeitsstufen zwischen 1,33 m/sec und 20 m/sec führten zu heftigen Flugfeind-Alarmreaktionen mit mittlerer bis sehr langer Dauer, gemessen an den Erfahrungswerten von Alarmreaktionen auf Vögel. Auch die deutlich kürzeren Reaktionen von Vt-Gruppe 1 bei den Geschwindigkeitsstufen 1,33 m/sec und 20 m/sec stellten komplette Alarmreaktionen dar, wie unter 4.1 dargelegt.

Die Unterschiede zwischen den Reaktionsdauern bei Vogelattrappe und Kreisscheibe ließen sich statistisch nicht eindeutig sichern. Die in Tabelle 12 zusammengefaßten Experimente machten deutlich, daß figurale Merkmale wie Größe, Kontrastverteilung und Kontraststärke von untergeordneter Bedeutung bei der Auslösung der Alarmpiepreaktion sind. Unter den Bedingungen der Versuchsanordnung wurde der AM von beliebig geformten Objekten mit mindestens 10 cm Durchmesser, die sich deutlich gegen den Hintergrund abhoben und sich gradlinig mit einer Geschwindigkeit zwischen 1,33 m/sec und 20 m/sec bewegten, angesprochen. Daß die Vt innerhalb eines bestimmten Geschwindigkeitsintervalls so wenig selektiv auf die

figuralen Merkmale und die Größe der Schattenprojektionen reagierten, überrascht zunächst. Schleidt (1961) stellte bei Versuchen mit Flugfeindattrappen an Truthühnern fest, daß für die angeborene Flugfeindreaktion anfangs nur die Relativgeschwindigkeit und die Größe eines Flugobjekts entscheidend ist. Im Verlauf der Ontogenese wird das Alarmverhalten selektiver; die Vögel werden nicht mehr durch jeden bewegten Schatten alarmiert, sondern unterscheiden aufgrund individueller reizspezifischer Erfahrungen bestimmte Gestaltmerkmale der Vögel. Frisch metamorphosierte Geburtshelferkröten richten sich bei der Beute-Erkennung zunächst nur nach der Sehwinkelgröße eines Objekts. Nach 6 Monaten haben sie die Fähigkeit zur Verrechnung der Objektgröße mit der Entfernung entwickelt und sind zur Absolutgrößenschätzung in der Lage (Ewert, 1976). Bei Vögeln und Säugetieren kann man allgemein davon ausgehen, daß ein AAM im Verlauf der Ontogenese durch Lernprozesse in seiner Funktionsweise modifiziert wird (z.B. Ploog, 1964; Lorenz, 1978); den resultierenden EAAM erkennt man häufig an einem selektiveren Ansprechen auf Umweltreize (Goethe, 1940; Schleidt, 1962).

Für genauere Erklärungen der Unspezifität des AAM der Flugfeindreaktion beim Totenkopffaffen bedarf es weiterer Untersuchungen im Labor wie im Freiland. Anhaltspunkte und Hypothesen hierzu ergeben sich aus der arborealen Lebensweise. Die visuellen Orientierungsmöglichkeiten eines Baumaffen gegenüber Greifvögeln sind stark eingeschränkt. Das Gesichtsfeld ist sowohl nach oben durch die

ausladenden und dichten Baumkronen des tropischen Waldes als auch horizontal durch die dichte Vegetation des Unterwuchses bis auf kleinere Sehwinkelabschnitte verdeckt. Die Wahrnehmung von Größen- und Gestaltmerkmalen eines rasch fliegenden Vogels wird hierdurch sehr wahrscheinlich erschwert. Wie unter 4.1 beschrieben, löst auch der Schattenwurf eines fliegenden größeren Vogels heftigen Flugfeindalarm aus; es ist evident, daß sich die Umrißform eines Schattens auf einem unregelmäßigen Blattuntergrund verändern oder in kleinere Teilstrukturen auflösen kann. Auch die Größe des Schlagschattens variiert stark in Abhängigkeit von dem Winkel, den Vogel und abbildender Untergrund zueinander einnehmen. Da Pirsch- und Stoßflugjäger wie die Harpye rasch aus einer Deckung heraus auf das Beutetier herabstoßen (Rettig, 1978), ist der AM für Flugfeindalarm vermutlich weniger an Formmerkmale als an hohe Geschwindigkeiten des Flugobjekts angepaßt. Drückt man die Geschwindigkeitsstufen der wirksamen Attrappen in Versuch 4.4.2 in der von Schleidt (1961) verwendeten Bezugsgröße der Relativgeschwindigkeit aus, kommt man auf 3 bis 44,4 Objektlängen/sec. Bei Schleidt's Truthühnern lag das Optimum der Attrappenwirksamkeit bei 5 bis 10 Objektlängen/sec; die Reaktionsrate nahm bei anderen getesteten Geschwindigkeitsstufen zwischen 3,3 und 66,6 Durchmessern/sec stark ab. Bei Graugänsen wirken Flugobjekte um so alarmierender, je langsamer die gradlinige Bewegung ist (Lorenz, 1939).

Es ist nicht auszuschließen, daß bei der Flugfeind-erkennung des Totenkopfpaffen außer der untersuchten Bewegungskomponente auch andere Reizmerkmale wie Flügelbewegungen, Geschwindigkeits- und Größenzunahme oder Änderung des Höhenwinkels berücksichtigt werden. Die festgestellte äußerst kurze Latenz zwischen Sichtbarwerden des Reizes und Alarmpiepreaktion macht differenzierte Wahrnehmungen von Bewegungs- und Gestaltmerkmalen jedoch unwahrscheinlich.

Die in Tabelle 13 aufgelisteten Warnlautereignisse, die bei der Darbietung eines Raubkatzenschemas mit der Projektionstechnik und den Geschwindigkeitsstufen der Flugfeindattrappen festgestellt wurden, veranschaulichen einen perzeptiven Überlappungsbereich der AMs für die Alarmpiep- und Bellreaktion. Wie ersichtlich, setzte die Wahrnehmung von Einzelheiten der Objektstrukturen erst bei den langsameren Geschwindigkeitsstufen 1,33 m/sec und 0,4 m/sec ein. Im Gegensatz zur statisch dargebotenen Vogelsilhouette (Abb. 7) löste das unbewegte Raubkatzenschema in 8 von 10 Versuchen die typische Bodenfeindreaktion aus. Bei der rasch bewegten Attrappe (4 m/sec) erfolgten nur Alarmpiepreaktionen, bei der langsam bewegten (0,4 m/sec) stets Bellalarm. Die Geschwindigkeit 1,33 m/sec bewirkte in 2 Fällen nur Alarmpieps, in 8 Versuchen zunächst Alarmpiep und anschließend Bellvokalisation mit dem in terrestrischen Feindsituationen typischen Fluchtverhalten und mobbing.

Die beiden Alarm-Verhaltensmuster waren demnach auch dann nicht funktional austauschbar, wenn beide AMs angesprochen wurden; es trat in jedem Fall zuerst die Alarmpiepreaktion mit der kennzeichnenden sehr kurzen Latenz auf und nach Anvisieren des Reizmusters die Bodenfeindreaktion. Ein Austausch vokaler und motorischer Reaktionsmuster, etwa mobbing nach Alarmpiep oder freezing mit Sichern nach Bellen, wurde in keiner Situation festgestellt. Die Nacheinanderschaltung der Alarmhandlungen ist in natürlichen Feindsituationen nur dann zu erwarten, wenn sich ein Bodenfeind rasch im Blickfeld eines Affen bewegt, z.B. beim Beutesprung. Auch in der Versuchsanordnung von Jürgens (1982) war das zeitlich gehäufte Auftreten beider Warnlaute und die Auslösung von Alarmpieps durch ein Schlangenmodell vermutlich auf die Präsentation der Bodenfeindattrappen mit einer raschen Bewegungskomponente zurückzuführen.

Eine Überlappung der Funktionskreise des Alarmverhaltens in der Bodenfeind- und Flugfeindsituation war im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht nachweisbar. Wie gezeigt wurde, ist ein gleichzeitiges Ansprechen beider AMs, aufgrund der extrem kurzen Latenz der Alarmpiepreaktion einerseits und der notwendigen Gestaltwahrnehmungsvorgänge bei der Erkennung von Bodenfeinden andererseits, sehr unwahrscheinlich. Bei gekoppelter Exposition von Flugfeind- und Bodenfeindmerkmalen können sich beide Funktionskreise durch Nacheinanderschaltung ergänzen.

Eine Mischung oder ein Austausch von motorischen Komponenten beider Alarmreaktionen ist wegen der ausgeprägten, ihrer lokomotorisch-visuellen Koordination nach gegensätzlich ausgerichteten Verhaltensmuster auszuschließen.

In Abschnitt 4.7.1 stellte sich bei playback-Versuchen heraus, daß der Signalgehalt des Warnlautes Bellen nicht in den einfach strukturierten Lautattrappen, die Ähnlichkeiten mit bestimmten Frequenzmerkmalen aufwiesen, enthalten war. Wie bereits bei den isoliert aufgezogenen Vt (4.6.1) setzte bei wiederholten Einspielungen natürlicher Bell-Laute rasch eine Habituation der Alarmierung ein.

Einspielungen eines Alarmpieps und davon abgeleiteten künstlichen Konfigurationen (4.7.2) bewirkten regelmäßig ausgeprägte Flucht- und freezing-Reaktionen der Vt. Wie sich zeigte, sind die natürlichen Merkmale der Amplitudenmodulation keine notwendige Reizbedingung für die Auslösung der Alarmierung. Dagegen ist die Frequenzmodulation offensichtlich eine funktionstragende Komponente des Alarmpieps, wobei Steilheit und Frequenzumfang maßgeblich für die Alarmierungsstärke sind. Als unerheblich stellte sich heraus, ob die Sinustöne einen ansteigenden oder absteigenden Frequenzverlauf hatten. Die Auswertung und statistische Prüfung der Ergebnisse für die einzelnen Fokustiere ergab ausgeprägte Vt-individuelle Reaktionsnormen, vor allem hinsichtlich der absoluten Dauer der Alarmierungen. Die oben dargestellten Tendenzen bei der Verarbeitung der

Lautstimuli ließen sich auch intraindividuell zum größeren Teil statistisch absichern. Die Werte der beiden männlichen Fokustiere lagen auch in diesem Versuch verglichen mit denen der Weibchen signifikant niedriger.

Während die Sinustöne aus dem gleichen Frequenzbereich ohne Frequenz- und Amplitudenmodulation keine erkennbaren Verhaltensänderungen bewirkten, löste der künstliche Sinuston "S16 AM" mit einer Frequenz von 16 kHz und einer künstlich generierten Amplitudenmodulation anfangs heftige Fluchtreaktionen aus. Das motorische Verhalten entsprach den Schreckreaktionen, die die Vt z.B. bei ungewohnten Geräuschen außerhalb des Käfigs zeigten. Das für Flugfeindalarm charakteristische freezing und nach oben gerichtete Sichern trat in solchen Fällen nicht auf. Die hochfrequenten Pieplaute, die die Vt oft bei Beginn einer Schreckreaktion äußerten, zeigten in der sonographischen Analyse auffällige Ähnlichkeiten mit Frequenz- und Amplitudenparametern des Reizlautes "S16 AM". Die Pieplaute vom Typ "LP H 65" (Abb. 11) wurden von Winter (1969a) kurz beschrieben, eine nähere Untersuchung steht noch aus. Kennzeichen der Lautstruktur sind die minimale Frequenzmodulation und eine variable Dauer. Nachdem die Sinus-Testlaute S12 und S16 keine Alarmierung bewirkten, ist die Annahme naheliegend, daß der Signalgehalt dieses Lauttyps in der Amplitudenmodulation kodiert ist. Der Alarmpiep ist dagegen durch eine extrem steile Frequenzmodulation von gewöhnlich großem Frequenzumfang und eine geringe Dauer charakterisiert.

In natürlich oder experimentell hervorgerufenen heftigen Flugfeindreaktionen traten in allen Vt-Gruppen Vokalisationen auf, deren Frequenzstruktur als Übergangsform zwischen beiden Pieplauttypen angesehen werden kann (vgl. Abb. 10, Sonagramm Nr. 6 und 7). Die durch einen zunächst steil abfallenden, danach horizontalen Frequenzverlauf gekennzeichneten Laute wurden in keinem untersuchten Fall am Anfang der vokalen Alarmierung geäußert; sie traten stets nach Alarmpieps auf (Abb. 8: 3. Laut, Abb. 9: 2. bis 5. Laut). Ob es sich bei dieser Übergangsform funktional um eine Variante des Alarmpieps oder um einen Schrecklaut handelt (der möglicherweise in Folge der Alarmpiepvokalisation eines Gruppenmitglieds auftritt), können erst weitere Untersuchungen abklären.

Die oben beschriebenen Pieplautvarianten, die alle in einem alarmierenden Reizkontext geäußert wurden, stellen die hochfrequentesten Lauttypen im vokalen Repertoire des Totenkopffaffens dar. Bei weiteren funktionsanalytischen Untersuchungen dieser Laute werden die bioakustischen Eigenschaften ebenso wie phylogenetische Aspekte zu berücksichtigen sein. Bei vielen Singvogelarten und Säugetieren dienen hochfrequente Laute mit geringer Bandbreite der Warnung vor Flugfeinden (Marler, 1955, 1957; Klump & Shalter, 1984). In der resultierenden Verminderung der Lokalisierbarkeit des Lautsenders durch den Feind sehen Witkin & Ficken (1979) den wichtigsten Selektionsvorteil solcher Warnsignale; Moynihan (1976) interpretiert ebenfalls bestimmte Lautstrukturen von Tamarins als Adaptation

zur Verringerung der Gefahr einer Lokalisierung durch Freßfeinde. Für die innerartliche Signalübermittlung erscheinen hochfrequente Laute eher als nachteilig, da sie im Waldbiotop in besonderem Ausmaß akustischen Dämpfungsmechanismen unterliegen (Embleton, 1972; Waser & Waser, 1977; Wiley & Richards, 1978; Roberts et al., 1980). Dämpfungseffekte bei der Lautausbreitung können jedoch unter Umständen durch eine selektive Erhöhung der Gehörempfindlichkeit in artspezifisch relevanten Frequenzbereichen teilweise ausgeglichen werden (Brown & Waser, 1984). Beecher (1974) stellte in Hörschwellen-Untersuchungen mit reinen Sinustönen bei Totenkopffaffen eine große Hörempfindlichkeit im Frequenzbereich von 8 bis 32 kHz fest.

Aus Berichten über Möglichkeiten zwischenartlicher Warnlautkommunikation bei afrikanischen sympatrisch lebenden Baumaaffen (z.B. Marler, 1973; Struhsaker, 1981; Waser, 1982) ergeben sich zusätzliche Fragen nach der Selektivität der auditiven Perzeption und der Funktionsweise der beteiligten AMs. Gautier-Hion et al. (1983) haben eine zwischenartliche Rollenverteilung bei der vokalen Alarmierung vor Flugfeinden und Bodenfeinden bei Mangabenarten beschrieben, die in verschiedenen hoch gelegenen Baumstraten leben. Struhsaker (1981) führte die Neigung vieler afrikanischer Baumaaffen zur Vergesellschaftung in "poly-specific associations" auf einen verbesserten Schutz vor Flugfeinden zurück. Marler (1973) wies in diesem Zusammenhang auf die Ähnlichkeit der Warnlautstruktur bei

sympatrischen Meerkatzen hin. Auch für Totenkopffaffen liegen zahlreiche Freilandbeobachtungen über poly-spezifische Vergesellschaftung vor (Baldwin & Baldwin, 1972; Klein & Klein, 1973; Neville et al., 1976; Izawa, 1980); eine zwischenartliche Warnlautkommunikation sollte daher bei der Untersuchung akustischer AMs von Alarmreaktionen berücksichtigt werden.

6. ZUSAMMENFASSUNG

An vier gemischtaltrigen Gruppen wildgefangener Totenkopffaffen wurde im Labor die Steuerung des Alarmverhaltens durch visuelle Feindreize und artspezifische Alarmlaute analysiert. Zusätzlich wurde an 6 isoliert aufgezogenen juvenilen Versuchstieren untersucht, zu welchen artgemäßen Alarmhandlungen sozial erfahrungslose Totenkopffaffen fähig sind. Mit Hilfe von Farbfilmprojektionen konnte demonstriert werden, daß die Versuchstiere zweidimensional gebotene visuelle Reizmuster als Repräsentationen realer Objekte oder realer Situationen erkennen. Die Verhaltensreaktionen auf Reizmuster des Beutegreiferschemas und des Nicht-Beutegreiferschemas zeigten, daß an der Erkennung von Merkmalen terrestrischer Feinde komplexe, erfahrungsabhängige visuelle Wahrnehmungsprozesse beteiligt sind. Das Ansprechen auf Flugfeindmerkmale erfolgt dagegen über einen angeborenen Auslösemechanismus (AAM), wobei nicht die Vogelgestalt, sondern die Geschwindigkeit des gradlinig bewegten Objekts maßgebliches Kriterium der untersuchten Schlüsselreizkonfigurationen war. Flugfeind-

und Bodenfeindreize setzten regelmäßig Alarmreaktionen in Gang, die nach dem geäußerten Warnlauttyp und den zugeordneten motorischen Verhaltensmustern verschieden waren. Bei der Darbietung eines Bodenfeindmusters mit erhöhten Geschwindigkeitsabstufungen ergab sich eine Reizkonstellation, die die Auslösemechanismen beider Alarmreaktionen kurz nacheinander ansprach. Wie aus dem Verhalten der sozial erfahrungslosen Versuchstiere geschlossen werden kann, ist das Verständnis beider Warnlauttypen angeboren. Hieraus läßt sich ein Modell für die adaptive Tradierung von habitatspezifischen Bodenfeindmerkmalen ableiten. In playback-Experimenten mit artspezifischen Warnlauten stellte sich heraus, daß für die regelhafte Auslösung der Flucht- und Haßreaktion durch den Lauttyp Bellen ein visueller Umweltreiz als "Referenzobjekt" zugeordnet sein muß. Bei Einspielung von Alarmpieps, die gewöhnlich in Flugfeindsituationen vokalisiert werden, zeigte sich keine Abnahme der Reaktionsstärke im Sinne einer Habituation. Mit künstlich generierten, linear frequenzmodulierten Sinustönen wurde eine Schlüsselreizkonfiguration des Alarmpieps ermittelt.

LITERATURVERZEICHNIS

- Allin, J.T. & Banks, E.M. (1972): Functional aspects of ultrasonic production by infant albino rats (*Rattus norvegicus*). *Anim. Behav.* 20: 175-185.
- Altmann, S.A. (1962): A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 102: 338-435.
- Altmann, S.A. (1965): Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *J. Theoret. Biol.* 8: 490-522.
- Altmann, S.A. (1967): The structure of primate social communication. In: *Social communication among primates*. Altmann, S.A., ed., University of Chicago Press, Chicago, pp. 325-362.
- Altmann, S.A. & Altmann, J. (1970): Baboon ecology. *Biblioteca Primatologia* 12, University of Chicago Press, Chicago.
- Andrew, R.J. (1963): The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20: 1-109.
- Armitage, S.E.; Baldwin, B.A. & Vince, M.A. (1980): The fetal sound environment of sheep. *Science* 208: 1173-1174.
- Baerends, G.P. & Baerends, J.M. (1950): An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour Suppl.* 1: 1-243.
- Baerends, G.P.; Bril, K.A. & Bult, P. (1965): Versuche zur Analyse einer erlernten Reizsituation bei einem Schweinsaffen. *Z. Tierpsychol.* 22: 394-411.
- Baldwin, J.D. (1968): The social behavior of adult male squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment. *Folia Primatol.* 9: 281-314.
- Baldwin, J.D. (1969): The ontogeny of social behavior in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment. *Folia Primatol.* 11: 35-79.
- Baldwin, J.D. (1971): The social organization of semifree-ranging troop of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatol.* 14: 23-50.

- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1971): Squirrel monkeys (*Saimiri*) in natural habitats in Panama, Colombia, Brazil, and Peru. *Primates* 12:45-61.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1972): The ecology and behavior of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in a natural forest in western Panama. *Folia Primatol.* 18: 161-184.
- Bauer, H.R. & Philip, M.M. (1983): Facial and vocal individual recognition in the common chimpanzee. *Psychol. Record* 33: 161-170.
- Beecher, M.D. (1974): Pure-tone thresholds of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J. Acoust. Soc. Am.* 55: 196-198.
- Bernstein, I.S. (1964): The role of the dominant male rhesus monkey in response to external challenges to the group. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 57: 404-406.
- Bernstein, I.S. (1966a): An investigation of the organization of pigtail monkey groups through the use of challenges. *Primates* 7: 471-480.
- Bernstein, I.S. (1966b): Analysis of a key role in a capuchin (*Cebus albifrons*) group. *Tulane Studies Zool.* 13: 49-54.
- Bernstein, I.S. & Sharpe, L.G. (1966): Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour* 26: 91-104.
- Bowmaker, J.K.; Jacobs, G.H. & Mollon, J.D. (1981): Colour vision variations in squirrel monkeys: Correspondence of behavioural and microspectrophotometric measurements. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 20: 205.
- Brown, C.H. & Waser, P.M. (1984): Hearing and communication in blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Anim. Behav.* 32: 66-75.
- Brown, C.H.; Beecher, M.D., Moody, D.B. & Stebbins, W.C. (1978): Localization of primate calls by Old World monkeys. *Science* 201: 753-754.
- Brown, C.H.; Beecher, M.D.; Moody, D.B. & Stebbins, W.C. (1979): Locatability of vocal signals in Old World monkeys: Design features for the communication of position. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 806-819.
- Bruce, C. (1982): Face recognition by monkeys: Absence of an inversion effect. *Neuropsychologia* 20: 515-522.

- Butler, R.A. (1961): The responsiveness of rhesus monkeys to motion pictures. *J. Gen. Psychol.* 98: 239-245.
- Capranica, R.R. (1966): Vocal response of the bullfrog in natural and synthetic mating calls. *J. Acoust. Soc. Am.* 40: 1131-1139.
- Chance, M.R.A. (1963): The social bond of the primates. *Primates* 4: 1-22.
- Chance, M.R.A. & Jolly, C.J. (1970): Social groups of monkeys, apes, and men. Thames & Hudson, London.
- Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1981): Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour* 79: 25-61.
- Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1982): Recognition of individuals within and between groups of freeranging vervet monkeys. *Amer. Zool.* 22: 519-529.
- Chivers, D.J. (1976): Communication within and between family groups of siamangs. *Behaviour* 57: 116-135.
- Cooper, R.W. (1968): Squirrel monkey taxonomy and supply. In: *The squirrel monkey*. Rosenblum, L.A. & Cooper, R.W., eds., Academic Press, New York, pp. 1-29.
- Cowey, A. & Weiskrantz, L. (1975): Demonstration of cross-modal matching in rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Neuropsychologia* 13: 117-120.
- Curio, E. (1969): Funktionsweise und Stammesgeschichte des Flugfeinderkennens einiger Darwinfinken (Geospizinae). *Z. Tierpsychol.* 26: 394-487.
- Curio, E. & Regelman, K. (1985): The behavioral dynamics of Great Tit (*Parus major*) approaching a predator. *Z. Tierpsychol.* 69: 3-18.
- Curio, E.; Blaich, R. & Rieder, N. (1973): Der Funktionszusammenhang zwischen einer Handlung und der ihr zugrunde liegenden Erregung als Grundlage der Ethometrie von Schlüsselreizen. In: *Vergleichende Verhaltensforschung*. Wickler, W. & Seibt, U., Hoffmann und Campe, Hamburg, pp. 215-231.
- Curio, E.; Ernst, U. & Vieth, W. (1978): The adaptive significance of avian mobbing. II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: Effectiveness and some constraints. *Z. Tierpsychol.* 48: 184-202.

- Davenport, R.K. & Rogers, C.M. (1970): Intermodal equivalence of stimuli in apes. *Science* 168: 279-280.
- Davenport, R.K. & Rogers, C.M. (1971): Perception of photographs by apes. *Behaviour* 39: 318-320.
- Davenport, R.K.; Rogers, C.M. & Russel, I.S. (1975): Cross-modal perception in apes: Altered visual cues and delay. *Neuropsychol.* 13: 117-120.
- De Valois, R.L. & Jacobs, G.H. (1968): Primate color vision. *Science* 162: 533-540.
- De Vore, I. (1962): The social behavior and organization of baboon troops. University of Chicago doctoral dissertation, Chicago.
- De Vries, P.J. (1983): Morfo peleides (Celeste Común, Morfo, Morpho). In: Costa Rican natural history. Janzen, D.H., ed., University of Chicago Press, Chicago, pp. 741-742.
- DuMond, F.V. (1968): The squirrel monkey in a seminatural environment. In: The squirrel monkey. Rosenblum, L.A. & Cooper, R.W., eds., Academic Press, New York, pp. 87-145.
- Eastman, R.F. & Mason, W.A. (1975): Looking behavior in monkeys raised with mobile and stationary artificial mothers. *Dev. Psychobiol* 8: 213-221.
- Ehret, G. (1980): Development of sound communication in mammals. In: *Advances in the study of behavior*, Vol 11. Academic Press, New York, pp. 179-225.
- Ehret, G. & Haack, B. (1981): Categorical perception of mouse pup ultrasound by lactating females. *Naturwissenschaften* 68: 208.
- Ehret, G. & Haack, B. (1982): Ultrasound recognition in house mice: Key-stimulus configuration and recognition mechanism. *J. Comp. Physiol.* 148: 245-251.
- Embleton, T.F.W. (1972): Sound propagation in homogeneous deciduous and evergreen woods. *J. Acoust. Soc. Am.* 51: 1119-1125.
- Epple, G. & Lorenz, R. (1967): Vorkommen, Morphologie und Funktion der Sternaldrüse bei den Platyrrhini. *Folia Primatol.* 7: 98-126.
- Ettlinger, G. (1981): The relationship between metaphorical and crossmodal abilities: Failure to demonstrate metaphorical recognition in chimpanzees capable of

- cross-modal recognition. *Neuropsychologia* 19: 583-586.
- Ettlinger, G. & Jarvis, M.J. (1976): Cross-modal transfer in the chimpanzee. *Nature* 259: 44-46.
- Ewert, J.-P. (1976): *Neuro-Ethologie: Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens*. Springer, Berlin.
- Fleagle, J.G., Mittermeier, R.A. & Skopec, A.L. (1981): Differential habitat use by *Cebus apella* and *Saimiri sciureus* in central Surinam. *Primates* 22: 361-367.
- Fleischer, K. (1955): Untersuchungen zur Entwicklung der Innenohrfunktion. *Z. Laryngol. Rhinol. Otol.* 34: 737-740.
- Fooden, J. (1964): Stomach contents and gastrointestinal proportions in wild-shot Guianan monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 22: 227-231.
- Freese, C.H., Heltne, P.G., Castro, N. & Whitesides, G. (1982): Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *Int. J. Primatol.* 3: 53-90.
- Galdikas, B.M.F. & Yeager, C.P. (1984): Crocodile Predation on a crab-eating macaque in Borneo. *Am. J. Primatol.* 6: 49-51.
- Gartlan, J.S. (1968): Structure and function in primate society. *Folia Primatol.* 8: 89-120.
- Gautier, J.-P. & Gautier, A. (1977): Communication in Old World monkeys. In: *How Animals communicate*. Sebeok, T.A., ed., Indiana University Press, Bloomington, pp. 890-964.
- Gautier-Hion, A.; Quris, R. & Gautier, J.-P. (1983): Monospecific versus polyspecific life: A comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 325-335.
- Goethe, F. (1940): Beobachtungen und Versuche über angeborene Schreckreaktionen junger Auerhühner (*Tetrao vrogallus*). *Z. Tierpsychol.* 4: 165-167.
- Gouzoules, S. & Gouzoules, H. (1983): Mothers' and others' responses to immature rhesus monkey screams. *Am. J. Primatol.* 4: 327.
- Gouzoules, H.; Fedigan, L.M. & Fedigan, L. (1975): Responses of a transplanted troop of Japanese macaques (*M. fuscata*) to Bobcat (*Lynx rufus*) predation. *Primates* 16: 335-349.

- Gouzoules, S.; Gouzoules, H. & Marler, P. (1984): Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Anim. Behav.* 32: 182-193.
- Green, S. (1975): Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): A field study. In: *Primate Behavior. Development in field and laboratory research*, Vol. IV. Rosenblum, L.A., ed., Academic Press, New York, pp. 1-102.
- Harlow, H.F. & Harlow, M.K. (1962): Social deprivation in monkeys. *Sci. Amer.* 207: 136-146.
- Harlow, H.F. & Suomi, S.J. (1974): Induced depression in monkeys. *Behav. Biology* 12: 273-296.
- Hershkovitz, P. (1984): Taxonomy of squirrel monkey genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report with description of a hitherto unnamed form. *Am. J. Primatol.* 7: 155-210.
- Herzog, M. & Hopf, S. (1983): Effects of species-specific vocalisations on the behaviour of surrogate-reared squirrel monkeys. *Behaviour* 86: 197-214.
- Herzog, M. & Hopf, S. (1984): Some improvements of mother surrogates for squirrel monkeys: A technical note. *Lab. Prim. Newsletter* 24: 1-2.
- Herzog, M.O. & Hohmann, G.M. (1984): Male loud calls in *Macaca silenus* and *Presbytis johnii*. *Folia Primatol.* 43: 189-197.
- Hinde, R.A. (1971): Development of social behavior. In: *Behavior of nonhuman primates*, Vol. III. Schrier, A.M. & Stollnitz, F., eds., Academic Press, New York, pp. 1-68.
- Hopf, S. (1972): Sozialpsychologische Untersuchungen zur Verhaltensentwicklung des Totenkopffaffen. Dissertation, Philipps-Universität, Marburg/Lahn.
- Hopf, S. (1978): Huddling subgroups in captive squirrel monkeys and their changes in relation to ontogeny. *Biol. Behav.* 3: 147-162.
- Hopf, S. (1979): Development of sexual behaviour in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Biol. Behav.* 4: 373-382.

- Hopf, S. & Herzog, M. (1984): Zur frühen Entwicklung von Interaktionen surrogat-aufgezogener Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 77: 207.
- Hopf, S.; Hartmann-Wiesner, E.; Kühlmorgan, B. & Mayer, S. (1974): The behavioral repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri*). *Folia Primatol.* 21: 225-249.
- Hopf, S.; Herzog, M. & Vogl-Köhler, C. (1984): Social integration of surrogate-reared infant squirrel monkeys to captive groups. *Acta paedopsychiat.* 50: 79-95.
- Hopf, S.; Herzog, M. & Ploog, D. (1985): Development of attachment and exploratory behavior in infant squirrel monkeys under controlled rearing conditions. *Int. J. Behav. Dev.* 8: 55-74.
- Huebner, D.K.; Lentz, J.L.; Wooley, M.J. & King, J.E. (1979): Responses to snakes by surrogate- and mother-reared squirrel monkeys. *Bull. Psychonomic Soc.* 14: 33-36.
- Izawa, K. (1975): Foods and feeding behavior of monkeys in the upper Amazon basin. *Primates* 16: 295-316.
- Izawa, K. (1976): Group sizes and compositions of monkeys in the upper Amazon basin. *Primates* 17: 367-399.
- Izawa, K. (1980): Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates* 21: 443-467.
- Jacobs, G.H. (1977): Visual sensitivity: Significant within-species variations in a nonhuman primate. *Science* 197: 499-500.
- Jacobs, G.H. (1983): Within-species variations in visual capacity among squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*): Sensitivity differences. *Vision Research* 23: 239-248.
- Jolly, A. (1972): The evolution of primate behavior. Macmillan Publishing Co., New York.
- Jordan, H. (1976): Bilderkennen bei Menschenaffen. *Umschau* 76: 111-112.
- Jürgens, U. (1979): Vocalization as an emotional indicator: A neuroethological study in the squirrel monkey. *Behaviour* 69: 88-117.
- Jürgens, U. (1982): A neuro-ethological approach to the classification of vocalization in the squirrel monkey. In: *Primate communication*. Snowdon, C.T.; Brown, C.H. & Petersen, M.R., eds., Cambridge University Press, pp. 50-62.

- Jürgens, U. & Ploog, D. (1970): Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. *Exp. Brain Res.* 10: 532-554.
- Jürgens, U. & Ploog, D. (1976): Zur Evolution der Stimme. *Arch. Psychiatr. Nervenkr.* 222: 117-137.
- Jürgens, U.; Maurus, M.; Ploog, D. & Winter, P. (1967): Vocalization in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) elicited by brain stimulation. *Exp. Brain Res.* 4: 114-117.
- Kaack, B.; Walker, L. & Brizzee, K.R. (1979): The growth and development of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Growth* 43: 116-135.
- Kaplan, J. (1973): Growth and behavior of surrogate-reared squirrel monkeys. *Dev. Psychobiol.* 7: 7-13.
- Kaplan, J. & Russell, M. (1973): A surrogate for rearing infant squirrel monkeys. *Behav. Res. Meth. & Instr.* 5: 379-380.
- King, J.E. & King, P.A. (1970): Early behaviors in hand-reared squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Dev. Psychobiol.* 2: 251-256.
- King, J.E.; Fobes, J.T. & Fobes, J.L. (1974): Development of early behaviors in neonatal squirrel monkeys and cotton-top tamarins. *Dev. Psychobiol.* 7: 97-109.
- Klein, L.L. & Klein, D. (1973): Observations on two types of neotropical primate intertaxa associations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 3: 649-654.
- Klein, L.L. & Klein, D. (1976): Neotropical primates: Aspects of habitat usage, population density, and regional distribution in La Macarena, Colombia. In: *Neotropical primates: Field studies and conservation*. Thorington Jr., R.W. & Heltne, P.G., eds., Nat. Academy of Science, Washington, D.C., pp. 70-78.
- Klüver, H. (1933): *Behaviour mechanisms in monkeys*. University of Chicago Press, Chicago.
- Klump, G.M. & Shalter, M.D. (1984): Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. *Z. Tierpsychol.* 66: 189-226.
- Kortlandt, A. (1967): Experimentation with chimpanzees in the wild. In: *Neue Ergebnisse der Primatologie*. Stark, D.; Schneider, R. & Kuhn, H.-J., eds., Fischer, Stuttgart, pp. 208-224.

- Krätzig, H. (1940): Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns *Lagopus l. lagopus* während der Jugendentwicklung. *J. Ornithol.* 88: 139-166.
- Kummer, H. (1957): Soziales Verhalten einer Mantelpaviangruppe. Beiheft Schweiz. Z. Psychol. 33: 1-91.
- Kummer, H. (1965): A comparison of social behavior in captive and free-living hamadryas baboons. In: The baboon in medical research. Vagtborg, H., ed., University of Texas Press, Austin, pp. 65-80.
- Kummer, H. (1971): Primate societies. Aldine, Chicago.
- Kyes, R.C. & Candland, D.K. (1984): Baboon (*Papio hamadryas*) visual preferences for socially relevant stimuli. *Int. J. Primatol.* 5: 355.
- Latta, J.; Hopf, S. & Ploog, D. (1967): Observation of mating behavior and sexual play in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Primates* 8: 229-246.
- Leger, D.W. & Owings, D.H. (1978): Responses to alarm calls by California ground squirrels: Effects of call structure and maternal status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 177-186.
- Lehr, E. (1967): Experimentelle Untersuchungen an Affen und Halbaffen über Generalisation von Insekten- und Blütenabbildungen. *Z. Tierpsychol.* 24: 208-244.
- Lieblisch, A.K.; Symmes, D.; Newman, J.D. & Shapiro, M. (1980): Development of the isolation-peep in laboratory-bred squirrel monkeys. *Anim. Behav.* 28: 1-9.
- Lorenz, K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. *Zool. Anz. Suppl.* 12: 69-102.
- Lorenz, K. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. *Z. Tierpsychol.* 18: 139-187.
- Lorenz, K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung - Grundlagen der Ethologie. Springer, Wien.
- MacLean, P.D. (1964): Mirror display in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*. *Science* 146: 950-952.
- Magnus, D. (1958): Experimentelle Untersuchungen zu Bionomie und Ethologie des Kaisermantels *Argynnis paphia* L., I. Über optische Auslöser von Auffliegereaktionen und ihre Bedeutung für das Sichfinden der Geschlechter. *Z. Tierpsychol.* 15: 397-426.

- Marler, P. (1955): Characteristics of some animal calls. *Nature* 176: 6-8.
- Marler, P. (1957): Specific distinctiveness in communication signals of birds. *Behaviour* 11: 13-39.
- Marler, P. (1965): Communication in monkeys and apes. In: *Primate Behavior: Field studies of monkeys and apes*. De Vore, ed., Holt, Rinehart and Winston, pp. 544-584.
- Marler, P. (1973): A comparison of vocalizations of red-tailed monkeys and blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*, in Uganda. *Z. Tierpsychol.* 33: 223-247.
- Marriott, B.M. (1976): Picture perception in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Ph.D. Dissertation, University of Aberdeen.
- Marriott, B.M. (1977): Picture perception and discrimination in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). Inaugural Meeting of the Amer. Soc. of Primatologists.
- Marton, M.; Szirtes, J. & Urban, J. (1968): Experimente über artspezifische Wahrnehmungserscheinungen bei Affen. *Studia Psychologica* 10: 183-193.
- Masataka, N. (1983a): Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Primates* 24: 40-51.
- Masataka, N. (1983b): Psycholinguistic analyses of alarm calls of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*). *Am. J. Primatol.* 5: 111-125.
- Mason, W.A. & Berkson, G. (1975): Effects of maternal mobility on the development of rocking and other behaviors in rhesus monkeys: A study with artificial mothers. *Dev. Psychobiol.* 8: 197-211.
- Maurus, M. & Pruscha, H. (1972): Quantitative analyses of behavioral sequences elicited by automated telestimulation in squirrel monkeys. *Exp. Brain Res.* 14: 372-394.
- Michael, R.P.; Keverne, E.B. & Bosnell, R.W. (1971): Pheromones: Isolation of male sex attractants from primate females. *Science* 172: 964-966.
- Mineka, S.; Keir, R. & Price, V. (1980): Fear of snakes in wild- and laboratory-reared rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Learn. Behav.* 8: 653-663.

- Mittermeier, R.A. & van Roosmalen, G.M. (1981): Preliminary observations of habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia Primatol.* 36: 1-39.
- Moynihan, M. (1976): *The New World primates*. Princeton University Press, Princeton.
- Murray, S.G. & King, J.E. (1973): Snake avoidance in feral and laboratory reared squirrel monkeys. *Behaviour* 47: 281-289.
- Neville, M.; Castro, N.; Marmol, A. & Revilla, J. (1976): Censusing primate populations in the reserved area of the Pacaya and Samiria rivers, Department Loreto, Peru. *Primates* 17: 151-181.
- Newman, J.D. (1985): Squirrel monkey communication. In: *Handbook of squirrel monkey research*. Rosenblum, L.A. & Coe, C.L., eds., Plenum Press, New York, pp. 99-126.
- Owings, D.H. & Virginia, R.A. (1978): Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Z. Tierpsychol.* 46: 58-70.
- Owings, D.H. & Leger, D.W. (1980): Chatter vocalizations of California ground squirrels: Predator and social role specificity. *Z. Tierpsychol.* 49: 35-54.
- Peters, M. & Ploog, D. (1973): Communication among primates. *Ann. Rev. Physiol.* 35: 221-245.
- Plimpton, E.H.; Schwartz, K.B. & Rosenblum, L.A. (1981): Responses of juvenile bonnet macaques to social stimuli presented through color videotapes. *Dev. Psychobiol.* 14: 109-115.
- Ploog, D. (1963): Vergleichend quantitative Verhaltensstudien an zwei Totenkopffaffen-Kolonien. *Z. Morph. Anthropol.* 53: 92-108.
- Ploog, D. (1964): Verhaltensforschung und Psychiatrie. In: *Psychiatrie der Gegenwart*, I/1B. Gruhle, H.W.; Jung, R.; Mayer-Groß, W. & Müller, M., Hrsg., Springer, Berlin, pp. 291-443.
- Ploog, D. (1967): The behavior of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) as revealed by sociometry, bioacoustics, and brain stimulation. In: *Social communication among primates*. Altmann, S.A., ed., University of Chicago Press, pp. 149-184.

- Ploog, D. (1974): Die Sprache der Affen und ihre Bedeutung für die Verständigungsweisen des Menschen. Kindler, München.
- Ploog, D. (1980): Soziobiologie der Primaten. In: Psychiatrie der Gegenwart, I/2 (2. Aufl.). Kisher, K.P.; Meyer, J.E.; Müller, C. & Strömngren, E., Hrsg., Springer, Berlin, pp. 379-544.
- Ploog, D. & MacLean, P.D. (1963): Display of penile erection in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). Anim. Behav. 11: 32-39.
- Ploog, D. & Gottwald, P. (1974): Verhaltensforschung. Urban & Schwarzenberg, München.
- Ploog, D.W.; Blitz, J. & Ploog, F. (1963): Studies on social and sexual behavior of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). Folia Primatol. 1: 29-66.
- Ploog, D.; Hopf, S. & Winter, P. (1967): Ontogenese des Verhaltens von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). Psychol. Forsch. 31: 1-41.
- Poirier, F.E. (1969): The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) troop: Its composition, structure, function and change. Folia Primatol. 10: 20-47.
- Rensch, B. (1973): Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren. P. Parey, Hamburg.
- Rettig, N.L. (1978): Breeding behavior of the Harpy Eagle (*Harpia harpyja*). The Auk 95: 629-643.
- Riggs, G.; Winter, P.; Ploog, D. & Mayer, W. (1972): Effects of deafening on the vocal behavior of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). Folia Primatol. 17: 404-420.
- Roberts, J.P.; Kacelnik, A. & Hunter, M.J. (1980): Some consequences of sound interference patterns for bird-song. Acoustic letters 3: 141-146.
- Robinson, J.G. (1979): Vocal regulation of use of space by groups of titi monkeys, *Callicebus moloch*. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 1-15.
- Robinson, J.G. (1981a): Vocal regulation of inter- and intra-group spacing during boundary encounters in the titi monkey, *Callicebus moloch*. Primates 22, 161-172.

- Robinson, J.G. (1981b): Use of sound playback to determine the behavioral mechanisms regulating boundary encounters in the titi monkey, *Callicebus moloch*. In: Laboratory and field approaches to social behavior in New World primates. Fragaszy, D. & Vogt, J., eds., Karger, Basel.
- Romand, R. (1971): Maturation des potentiels cochléaires dans la période périnatale chez le chat et chez le cobaye. *J. Physiol.* 63: 763-782.
- Rosenfeld, S.A. & van Hoesen, G.W. (1979): Face recognition in the rhesus monkey. *Neuropsychologia* 17: 503-509.
- Roy, M.A.; Ordy, J.M. & Kaack, B. (1977): Physical and behavioral development of nursery-reared squirrel monkeys. *Proc. of the A. S. of Prim.*, Seattle.
- Roy, M.A.; Wolf, R.H.; Martin, L.N.; Rangan, S.R.S. & Allen, W.P. (1978): Social and reproductive behaviors in surrogate-reared squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Lab. Anim. Sci.* 23: 417-421.
- Sackett, G.P. (1966): Monkeys reared in isolation with pictures as visual input: Evidence für an innate releasing mechanism. *Science* 154: 1468-1473.
- Sanderson, I.T. (1949): A brief review of the mammals of Suriname (Dutch Guiana), based upon a collection made in 1938. *Proc. Zool. Soc. London* 119: 755-789.
- Schleidt, W.M. (1961): Reaktionen von Truthühnern auf fliegende Raubvögel und Versuche zur Analyse ihrer AAM's. *Z. Tierpsychol.* 18: 534-560.
- Schleidt, W. (1962): Die historische Entwicklung der Begriffe "Angeborenes auslösendes Schema" und "Angeborener Auslösemechanismus" in der Ethologie. *Z. Tierpsychol.* 19: 697-722.
- Schott, D. (1975): Quantitative analysis of the vocal repertoire of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Z. Tierpsychol.* 38: 225-250.
- Scibetta, J.J. & Rosen, M.G. (1969): Responses evoked by sound in the fetal guinea pig. *Obstet. Gynecol.* 33: 830-836.
- Sekulic, R. (1983): The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Int. J. Primatol.* 4: 291-305.

- Sewell, G.D. (1968): Ultrasonic communication in rodents.
Symp. Zool. Soc. London 23: 135-163.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (1980): The ontogeny of vervet monkey alarm calling behavior: A preliminary report.
Z. Tierpsychol. 54: 37-56.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (1982): How monkeys see the world: A review of recent research on East African vervet monkeys. In: Primate communication. Snowdon, C.T.; Brown, C.H. & Petersen, M.R., eds., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 239-252.
- Snowdon, C.T. & Pola, Y.V. (1978a): Responses of pygmy marmosets to synthesized variations of their own vocalizations. In: Recent advances in primatology, Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 811-813.
- Snowdon, C.T. & Pola, Y.V. (1978b): Interspecific and intra-specific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. Anim. Behav. 26: 192-206.
- Snowdon, C.T. & Hodun, A. (1979): Location cues in wild pygmy marmoset calls. Bull. Psychon. Soc. 14: 230.
- Snowdon, C.T. & Cleveland, J. (1980): Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. Anim. Behav. 28: 717-727.
- Snowdon, C.T. & Hodun, A. (1981): Acoustic adaptations in pygmy marmoset contact calls. Locational cues vary with distances between conspecifics. Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 295-300.
- Snowdon, C.T. & Hodun, A. (1985): Troop-specific responses to long calls of isolated tamarins (*Saguinus mystax*). Am. J. Primatol. 8: 205-213.
- Snowdon, C.T.; Cleveland, J. & French, J.A. (1983): Responses to context- and individual-specific cues in cotton-top tamarin long calls. Anim. Behav. 31: 92-101.
- Struhsaker, T.T. (1981): Polyspecific associations among tropical rain-forest primates. Z. Tierpsychol. 57: 268-304.
- Suomi, S.J.; Collins, M.L. & Harlow, H.F. (1973): Effects of permanent separation from mother on infant monkeys. Dev. Psychol. 9: 376-384.
- Suomi, S.J.; Harlow, H.F. & Novak, M.A. (1974): Reversal of social deficits produced by isolation rearing in monkeys.

- J. Hum. Evol. 3: 527-534.
- Symmes, D. & Biben, M. (1985): Maternal recognition of individual infant squirrel monkeys from isolation call playbacks. *Am. J. Primatol.* 9: 39-46.
- Symmes, D.; Newman, J.D.; Talmage-Riggs, G. & Lieblich, A.K. (1979): Individuality and stability of isolation peeps in squirrel monkeys. *Anim. Behav.* 27: 1142-1152.
- Tanaka, J. (1965): Social structure of Nilgiri langur. *Primates* 6: 107-122.
- Tanaka, Y. & Arayama, T. (1969): Fetal responses to acoustic stimuli. *Pract. Oto-Rhino-Laryng.* 31: 269-273.
- Thorington Jr., R.W. (1967): Feeding and activity of Cebus and Saimiri in a Colombian forest. In: *Progress in primatology*. Stark, D.; Schneider, R. & Kuhn, H.-J., eds., Fischer, Stuttgart, pp. 180-184.
- Thorington Jr., R.W. (1968): Observation of squirrel monkeys in a Colombian forest. In: *The squirrel monkey*. Rosenblum, L.A. & Cooper, R.W., eds., Academic Press, New York, pp. 69-85.
- Tinbergen, N. (1953): *Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens*. P. Parey, Berlin.
- Tokuda, K. (1968): Group size and vertical distribution of New World monkeys in the basin of the Rio Putumayo, the upper Amazon. In: *VIIIth Congress of Anthropological and Ethnological Sciences: A-8, Primate studies*, pp. 260-261.
- Tschanz, B. (1968): Trottelummen. *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 4, P. Parey, Berlin.
- Vogel, C. (1975): Soziale Organisationsformen bei catarrhinen Primaten. In: *Hominisation und Verhalten*. Kurth, G. & Eibl-Eibesfeld, I., Hrsg., Fischer, Stuttgart, pp. 159-200.
- Vogel, C. (1976): Ökologie, Lebensweise und Sozialverhalten der Grauen Languren in verschiedenen Biotopen Indiens. *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 17, P. Parey, Berlin.
- Waser, P.M. (1975): Experimental playbacks show vocal mediation of intergroup avoidance in a forest monkey. *Nature* 255: 56-58.
- Waser, P.M. (1977): Sound localization by monkeys: A field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 427-431.

- Waser, P.M. (1982): Primate polyspecific associations: Do they occur by chance? *Anim. Behav.* 30: 1-8.
- Waser, P.M. & Waser, M.S. (1977): Experimental studies of primate vocalization: Specializations for long-distance propagation. *Z. Tierpsychol.* 43: 239-263.
- Wendt, H. (1979): Springtamarins und Krallenäffchen. In: Grzimeks Tierleben, X. Grzimek, B., Hrsg., Deutscher Taschenbuch Verlag, pp. 348-378.
- Wickler, W. (1971): *Mimikry*. Kindler, München.
- Wiley, R.H. & Richards, D.G. (1978): Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 69-94.
- Winner, E. & Ettlinger, G. (1979): Do chimpanzees recognize photographs as representations of objects? *Neuropsychologia* 17: 413-420.
- Winter, P. (1966): Verständigung durch Laute beim Totenkopffaffen. *Umschau* 20: 653-658.
- Winter, P. (1968a): Lautäußerungen im Kommunikationssystem von Totenkopffaffen. *Naturw. Rdsch.* 5: 185-190.
- Winter, P. (1968b): Social communication in the squirrel monkey. In: *The squirrel monkey*. Rosenblum, L.A. & Cooper, R.W., eds., Academic Press, New York: 235-253.
- Winter, P. (1969a): The variability of peep and twit calls in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatol.* 10: 204-215.
- Winter, P. (1969b): Dialects in squirrel monkeys: Vocalizations of the Roman arch type. *Folia Primatol.* 10: 216-229.
- Winter, P. (1972): Observations on the vocal behaviour of free-ranging squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Z. Tierpsychol.* 31: 1-7.
- Winter, P.; Ploog, D. & Latta, J. (1966): Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), its analysis and significance. *Exp. Brain Res.* 1: 359-384.
- Winter, P.; Handley, P.; Ploog, D. & Schott, D. (1973): Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour* 47: 230-239.

Witkin, S.R. & Ficken, M.S. (1979): Chickadee alarm calls:
Does mate investment pay dividends? Anim. Behav. 27:
1275-1276.

Wood, B.S.; Mason, W.A. & Kenney, M.D. (1979): Contrasts
in visual responsiveness and emotional arousal between
rhesus monkeys raised with living and those raised
with inanimate substitute mothers. J. Comp. Physiol. 93:
368-377.

Young, A.M. (1971): Wing coloration and reflectance in
Morpho butterflies as related to reproductive behavior
and escape from avian predators. Oecologia 7: 209-222.

Anmerkung: Der Untersuchungsabschnitt 4.6 wurde bereits
veröffentlicht:

Herzog, M. & Hopf, S. (1984): Behavioral responses to species-
specific warning calls in infant squirrel monkeys reared
in social isolation. Am. J. Primatol. 7: 99-106.

SEITENANGABEN ZU ABBILDUNGEN UND TABELLEN

<u>Abbildung:</u>	<u>Seite:</u>	<u>Tabelle:</u>	<u>Seite:</u>
1	35	1	20
2	48	2	21
3	48	3	25
4	49	4	37
5	60	5	39
6	61	6	40
7	65	7a	43
8	73	7b	44
9	73	7c	45
10	74	8	47
11	75	9	52
12	76	10	52
13	77	11	58
14	78	12	66
15	80	13	68
16	83	14	96
17	83	15	96
18	85		
19	88		
20	89		
21	97		
22	98		

DANKSAGUNG

Für die Unterstützung, die mir bei dieser Arbeit zuteil wurde, möchte ich mich herzlich bedanken bei

Frau Dr. S. Hopf und Herrn Prof. Dr. D. Ploog für vielfältige Anregungen und die große Hilfsbereitschaft während der gesamten Zeit der gemeinsamen Arbeit, Herrn Prof. Dr. G. Neuweiler für die kritische Diskussion der Ergebnisse und die Betreuung der Arbeit, Frau S. Meyer und Herrn G. Hohmann für die Mithilfe bei der Versuchsdurchführung und bei Kontrollauswertungen, Frau I. Mages, L. Vogl, C. Vogl-Köhler für die Hilfe bei der Betreuung der isolierten Untersuchungstiere, Frau L. Vogl und Herrn R. Müller für die Erstellung von EDV-Programmen.

Die Untersuchung wurde finanziell unterstützt aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen der Schwerpunktprogramme "Verhaltensontogenie und Verhaltensgenetik" (Ho 736/1-2) und "Biologische Grundlagen der Primatenhaltung" (Ho 736/3-4).

LEBENS LAUF

- 2.2.1949 in Bad Lauterberg/Harz geboren
Eltern: Kurt Herzog, Flugzeugführer und
 Ehefrau Grete, geb. Fischer
- 1955-1959 Besuch der Volksschulen in Bad Lauterberg
 und Darmstadt
- 1959-1967 Besuch des Georg-Büchner-Gymnasiums in
 Darmstadt, Abschluß mit Abitur
- 1967-1969 Praktikum der Pharmazie in Darmstadt,
 Vorexamen
- 1969-1971 Tätigkeit als pharmazeutisch technischer
 Assistent in Darmstadt und München
- 1971-1977 Studium der Biologie an der
 Ludwig-Maximilians-Universität München,
 Abschluß am 11.5.1977 mit dem Diplom
- 1977-1979 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am
 Max-Planck-Institut für Psychiatrie, Abteilung
 Verhaltensforschung, München, im DFG-
 Schwerpunktprogramm "Verhaltensontogenie
 und Verhaltensgenetik"
- 1979-1985 Doktorarbeit am Max-Planck-Institut bei
 Herrn Prof.Dr. D. Ploog, mit Unterstützung
 durch die DFG im Rahmen des Schwerpunktprogramms
 "Biologische Grundlagen der Primatenhaltung".

